S-ES-M [UNICH]

HARVARD UNIVERSITY

LIBRARY

OF THE

Museum of Comparative Zoölogy

S-ES-M
Munich

VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

Herausgegeben von

PROF. DR. DR. HANS KRIEG

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
MAR 27 1950
HARVARD
UNIVERSITY

Band 1

LIBRARY
MUS. COMP. ZOOLOGY
CAMBRIDGE, MASS.

1950

VERLAG J. PFEIFFER, MÜNCHEN

Inhalt

Krieg, Hans

Geleitwort 1

Wagler, Erich

Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes. XI. Herkunft und Einwanderung der Voralpencoregonen. Mit 6 Abbildungen und 8 Tafeln 3

Krieg, Hans

Tierpsychologische Beobachtungen in Südamerika 63

Schindler, Otto

Der Königssee als Lebensraum. Erste Mitteilung über die bisherigen Ergebnisse. Mit 3 Abbildungen, 3 Tabellen und 2 Tafeln 97

Hellmich, Walter

Die Eidechsen der Ausbeute Schröder (Gattung *Liolaemus*, Iguan.). Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles XIII. Mit *2* Tafeln 129

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
MAR 27 1950
HARVARD
UNIVERSITY

Geleitwort

Wir beginnen nun mit der längst geplanten Drucklegung der „Veröffentlichungen der Zoologischen Staatssammlung München", die in lockerer Folge Arbeiten wissenschaftlich-zoologischen Inhalts bringen sollen. Der Entschluß, diese Veröffentlichungen trotz aller Schwierigkeiten durchzuführen, entspringt dem Wunsch, unsere so dringend notwendigen Beziehungen zu den Fachgenossen und dem Schrifttum des In- und Auslandes zu erneuern bzw. zu verstärken.

Dieser erste Band ist unserem Freunde und Kollegen Professor Dr. h. c. Lorenz Müller gewidmet, dem wir die Manuskripte zu seinem achtzigsten Geburtstag am 19. Februar 1948 als Festschrift überreicht haben.

Dieser einzigartige Mann, in Mainz geboren, fand von der Malerei zur Wissenschaft, und es blieb immer bezeichnend für ihn, daß seine Wissenschaft trotz aller Strenge und Sachlichkeit nie eng und einseitig oder pedantisch war und sichtlich beherrscht von künstlerischer Freude an der Form. Dabei hat er, der vortreffliche Formenkenner weit über sein Spezialgebiet hinaus, trotz aller Leidenschaft des Sammelns und des Beobachtens in freier Natur niemals den Anschluß an die Probleme und Errungenschaften der experimentellen Biologie und der Erkenntnistheorie verloren und blieb stets bereit, mit dem ihm eigenen Temperament über sie zu diskutieren. Sein lebhafter Geist ist von den Beschwerden des Alters unberührt geblieben.

Er kann sich herrlich ärgern, wenn ihm etwas gegen den Strich geht, aber sein ausgeprägter Sinn für Humor und Witz, seine heitere Liebenswürdigkeit und ein gut Teil Lebensklugheit machen ihn zum besten aller Kollegen.

Seit 46 Jahren ist Lorenz Müller an der Zoologischen Staatssammlung in München tätig; neben seinen hervorragenden Leistungen als Systematiker und seinen Erfolgen auf zahlreichen Reisen im südeuropäischen Raum und einer Reise zum Amazonas verdient vor allem eines hervorgehoben zu werden: in schwersten

Zeiten hat er uns allen ein Beispiel unerschütterlicher Arbeitsfreudigkeit gegeben. Wenn es wieder einmal galt, umzuziehen, neuzuordnen, Verluste auszugleichen, zu werben und Krisen zu überwinden, stets war er vorbildlich auf dem Posten und tat sehr viel mehr als nur seine Pflicht. Es ist vielleicht gerade für ihn charakteristich, daß man ihn noch in hohem Alter wieder in sein Amt zurückrief, als sein Nachfolger zum Heeresdienst einberufen wurde, und daß er auch heute noch, wieder von jeder Verpflichtung entbunden, täglich erscheint und sich mit Eifer der Mehrung und Ordnung der herpetologischen Abteilung widmet, die er geschaffen und zu einer der besten der Welt gemacht hat.

Krieg.

VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG
MÜNCHEN

Erich Wagler

Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes

XI. Herkunft und Einwanderung der Voralpencoregonen

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
MAR 27 1950
HARVARD
UNIVERSITY

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 1	S. 3–62	München, 1. Januar 1950.

Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes

XI. Herkunft und Einwanderung der Voralpencoregonen

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
MAR 27 1950
HARVARD
UNIVERSITY

Von Erich Wagler, Gräfelfing/München

Inhalt.

Vorbemerkung . . . . . Seite 5
1. Die Verbreitung der Coregonen 5
2. Ansichten über Zeit und Weg der Einwanderung der Coregonen in ihre mitteleuropäischen Wohnplätze 5
3. Die Verteilung der Coregonusarten auf die Alpenseen
   a) Der bisherige Stand unserer Kenntnisse 11
   b) Die Auswirkung der neuen Bewirtschaftungsweise auf die Renkenbestände 13
   c) Die das Auftreten der Renkenarten beeinflußenden Eigenschaften der Gewässer 19
4. Finden sich die Alpencoregonen im nördlichen Verbreitungsgebiet? . . . 23
   a) Die Schwierigkeit der Identifizierung nordischer und alpiner Arten infolge der Unterschiedlichkeit der Altersbestimmungen 24
   b) Welche Coregonus-Arten leben in Norwegen? 27
   c) Gehören Gangfisch und Kilch der Fauna Finnlands an? 33
   d) Welche Coregonus-Arten leben in Irland und auf den britischen Inseln? . 55
   e) Die Coregonen Schwedens und Westrußlands 57
Zusammenfassung und Schlußbetrachtung 58

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
MAR 27 1950
HARVARD
UNIVERSITY

In der Bearbeitung der Coregonen im 3. Bande des Handbuchs der Binnenfischerei von Demoll & Maier (Wagler 1941) und ebenso im 9. Teil der Coregonen in den Seen des Voralpengebietes (Wagler 1937) habe ich der Verbreitung und Herkunft der mitteleuropäischen bezw. Voralpenarten besondere Abschnitte gewidmet. Auf diese Ausführungen komme ich nochmals zurück, weil inzwischen gemachte Erfahrungen und Beobachtungen die damals vorgebrachten Theorien noch besser zu stützen scheinen.

1. Die Verbreitung der Coregonen.

Das Hauptverbreitungsgebiet der Coregonen erstreckt sich, wie seit langem erkannt ist, fast kontinuierlich in Abstand rings um den Pol über das nördliche Nordamerika (USA, Kanada, Alaska), Nordasien (Sibirien) und Nordeuropa (Rußland, Finnland, Skandinavien, Dänemark, die baltischen Länder, Polen, Norddeutschland und die Niederlande, England, Schottland und Irland). Abgesehen von diesen weiten, nur teilweise von schmalen Meeresarmen unterbrochenen Ländermassen (nördliches Verbreitungsgebiet) finden sich noch eine Reihe weiterer Vorkommen in den Voralpen (Kärnten, Salzburg, Tirol, Bayern, Schweiz und Savoyen) (Südliches Ausbreitungsgebiet).

Im allgemeinen ragt das nördliche Ausbreitungsgebiet im Norden nur wenig über den Polarkreis hinaus oder kommt teilweise nicht einmal bis an ihn heran; die klimatischen Bedingungen, d. h. die Möglichkeit des Bestehens temperierter Seen mögen hier in erster Linie ein weiteres Vordringen verhindert haben. Im Süden jedoch kann weder das heutige Klima noch das vergangener Jahrtausende zur Erklärung des Verbreitungsbildes genügen. Das Vorhandensein geeigneter Gewässer ist nicht allein ausschlaggebend, mindestens ebenso wichtig ist, daß zu ihnen auch die passenden Wasserstraßen hinführten. Im allgemeinen deckt sich die Südgrenze des nördlichen Verbreitungsgebietes mit den Grenzen der letzten starken Vergletscherung. Es ist dies im einzelnen für das östliche und mittlere Europa durch Domratscheff (1923) und Ekman (1922) genügend sicher nachgewiesen worden. Kartenbilder bei anderen Autoren und für andere Gebiete (z. B. Kulmatycki (1923) für Polen) unterstreichen nur das Ergebnis.

2. Ansichten über Zeit und Weg der Einwanderung der Coregonen in ihre mitteleuropäischen Wohnplätze.

Die Coregonen können nach diesem Befund im Norden nur innerhalb des Vereisungsgebietes gewandert sein und zwar unter Ausnutzung von Wasserläufen und Staubecken, die sich erst beim Abschmelzen des Eises hinter den Endmoränengirlanden gebildet hatten. Eine andere Deutung ist kaum möglich und meines Wissens auch nie gegeben worden. Ähnliche

Beziehungen zum eiszeitlichen Geschehen müssen aber auch für die Voralpencoregonen bestehen, denn auch hier ist im Kern des Ausbreitungsgebietes dem Vordringen durch die Höhenlage, also das Klima, die Schranke gesetzt, während nach außen zu (d. h. im wesentlichen in der Nordrichtung) die Endmoränengirlande die Grenze abgibt. Man hat demzufolge das Einrücken der Coregonen in ihre heutigen Standorte im Voralpengebiet in das frühe Postglazial verlegt. Das ist völlig logisch. Fragt man aber dann weiter, auf welchem Wege die Renken bis an die Endmoränenlinie herangekommen sind, dann stößt man auf Widersprüche.

Die vorherrschende Ansicht läßt die Vorfahren der Alpencoregonen bereits vor dem letzten Eisvorstoß, im Interglazial, in Deutschland ansässig gewesen sein; sie seien dann „durch die nördliche Vergletscherung nach Süden gedrängt worden. Sie bewohnten während der großen Vereisung ihren Ansprüchen entsprechende Gewässer des mitteleuropäischen eisfreien Gebietes, gehörten also der eiszeitlichen Mischfauna an." (Zschokke 1933). Durch diese Annahme kommt man aber in eine schwierige Lage, die Thienemann (1926) ganz richtig gefühlt hat: „Für die Coregonengruppen 4—6 (die großen Maränen der *lavaretus-, fera-holsatus-* und *wartmanni-generosus*-Gruppen) müssen wir wegen ihres Vorkommens in den subalpinen Seen annehmen, daß sie während der großen Eiszeit geeignete Gewässer des ganzen eisfreien Gebietes bewohnt haben. Die heute in den norddeutschen Seen lebenden großen Maränenformen aber werden — genau wie die Reliktenkrebse *Mysis, Pallasea* und *Pontoporeia* — erst durch die beim Vordringen der Eismassen der letzten sogenannten baltischen Eiszeit bezw. bei ihrem Rückgang entstandenen Stauseen ihre jetzigen Wohnplätze erreicht haben. Die Arten *Coregonus lavaretus* und *holsatus* sind also frühpostglaziale Einwanderer, „Baltikumfische", wie Stint und kleine Maräne, die Formenkreise aber, zu denen sie gehören im ganzen, müssen zur glazialen Mischfauna gerechnet werden." (Thienemann 1926, S. 9).

Es ist völlig klar, was hier gemeint ist. Alle Coregonen Mitteleuropas sind erst im Postglazial in ihre jetzigen Wohnplätze eingerückt, die norddeutschen sowohl als die süddeutschen, aber die Vorfahren der Alpenrenken haben bereits zur glazialen Mischfauna gehört und die der kleinen Maräne nicht. Die Gattung *Coregonus* oder wenn man, was einige Berechtigung hat, die kleine Maräne einem besonderen Genus zuweisen will, die Familie der *Coregonidae* wird durch eine solche Annahme in zwei Gruppen zerschnitten, von denen die eine früher, die andere später zum großen Marsch startete. Ob das richtig ist, kann man bezweifeln. Ich gehe mit Thienemann (1926) sonst völlig einig, eine Sonderstellung vermag ich aber den Voralpencoregonen nicht zuzuweisen.

Thienemann schreibt an anderer Stelle:

„Wir werden also, ohne auf ernstlichen Widerstand zu stoßen, von unsern kaltstenothermen Formen unter den Fischen annehmen dürfen, daß sie schon zur glazialen Mischfauna gehört haben. Allerdings nur dann, wenn sie auch heutzutage im ganzen Gebiet sich überall erhalten

haben, wo günstige Lebensbedingungen geboten sind. Haben sie aber wie der Stint und die kleine Maräne heute ihr Verbreitungszentrum in Gegenden, die während der Eiszeit von Eis bedeckt waren und finden sie sich dabei heute überhaupt nicht in dem damals eisfreien Teil Deutschlands, dann können wir sie auch nicht zur glazialen Mischfauna rechnen, sondern müssen sie als frühpostglaziale Einwanderer ansehen" (Thienemann 1926 S. 8). Diese letzte Voraussetzung wird meines Erachtens von den Voralpencoregonen restlos erfüllt. Alle südlichen Vorkommen liegen ausnahmslos innerhalb der Vereisungszone und selbst bei den Vogesenseen handelt es sich nach den neueren Beobachtungen ebenfalls um Becken, die noch innerhalb des vereisten Gebietes gelegen waren. Die Annahme, es könnten zwar auch Seen mit Coregonen früher noch jenseits des Endmoränenwalles vorhanden gewesen sein, jetzt aber nicht mehr bestehen, hat geringe Wahrscheinlichkeit.

Man hat bisher die Coregonen immer als typische Bewohner der größeren, oligotrophen Gewässer betrachtet. Diese Regel besteht im großen und ganzen auch, aber sie hat Ausnahmen. So tritt einerseits die kleine Maräne in Norddeutschland zuweilen in sehr kleinen und flachen Seen auf, die ohne Zweifel rein eutrophen Charakter haben und anderseits findet sich im Voralpengebiet selbst der Blaufelchen — mitunter mit dem Sandfelchen vergesellschaftet — in Gewässern, die wie der Simssee (max. Tiefe 22,5 m, mittl. Tiefe 13,4 m) noch schwach oder wie der Riegsee (max. Tiefe 14,0 m, mittl. Tiefe 5,6 m) ausgesprochen eutroph sind. Warum sollten diese Arten sich nicht auch im mitteldeutschen Raum bis heute gehalten haben können, wenn sie einmal da ansässig waren? Man könnte hier zwar einwerfen, die Voralpenseen hätten im frühen Postglazial einen bis zu 30, ja 40 m höheren Wasserstand gehabt und wären sehr allmählich nur vom ursprünglich rein oligotrophen zum mehr oder weniger eutrophen Zustand übergegangen, aber derartige Aenderungen des Trophiegrades könnten, wenn auch nicht in dem Ausmaße, wohl auch mitteldeutsche Seen erlitten haben. Es ist sehr schwer einzusehen, weshalb die Großcoregonen wohl im Alpenvorland und in der norddeutschen Seenplatte die Fähigkeit hatten, sich an eutrophe Verhältnisse anzupassen, in anderen Teilen Deutschlands dagegen nicht. Die Zahl der im mitteldeutschen Raum für Coregonen in Frage kommenden Seen ist zwar sehr gering, trotzdem sollte man hoffen können, letzte Spuren der angenommenen zwischeneiszeitlichen Völker wenigstens an vereinzelten Stellen noch anzutreffen — wenn solche dagewesen wären.

Die Zerlegung der Gattung *Coregonus* in die beiden zu verschiedenen Zeiten eingewanderten Gruppen würde leichter fallen, wenn große artliche oder biologische Verschiedenheiten vorhanden wären. Wie ich aber bewiesen zu haben glaube und wie auch Thienemann (1926) annimmt, stehen wenigstens zwei der Voralpen- und norddeutschen *Coregonus*arten einander sehr nahe. Die Edel- oder Peipusmaräne gleicht biologisch und

morphologisch sehr stark dem Voralpenblaufelchen und die große oder Madümaräne dem Sandfelchen. Die nordischen und voralpinen Formen sind wahrscheinlich nicht mehr als geographische Rassen zweier umfassender Arten.

Die größte Schwierigkeit für die herrschende Anschauung über die Zugehörigkeit der Renken zur glazialen Mischfauna sehe ich jedoch in der Frage, wie der Abzug aus dem eisfreien Gebiet Mitteldeutschlands beim Rückgang der Gletscher hat erfolgen können. Im Alpengebiet kommen heute Coregonen nur in solchen Seen vor, die mit dem Vorlande durch Flußläufe in Verbindung stehen oder in früherer Zeit bei höherem Stau in Verbindung gestanden haben. Der Marsch aus dem Vorlande kann also nur über Flüsse und Staubecken vor sich gegangen sein. Dann ist aber die logische Folgerung, daß der Vorstoß bis zum Alpenvorland ebenfalls nur in der gleichen Weise erfolgt sein kann. Nun gehören alle Renken führenden Seen des südlichen Ausbreitungsgebietes drei Stromsystemen an, nämlich dem des Rheins, der Rhône und der Donau. Heller (1871) erwähnt zwar drei Vorkommen im Etschsystem (Rechen-, Granner- und Heidersee), es ist aber sehr wahrscheinlich, daß diese auf Einsätze durch Menschenhand zurückgehen. Die Renken stehen damit in ihrer Verbreitung in gewissem Gegensatz zu den Forellen und Saiblingen. Während diese macrostomen Salmoniden viel tiefer ins Gebirge eingedrungen sind, teilweise die Wasserscheiden überwunden und andere Stromsysteme erreicht haben, der Saibling sich sogar in völlig isolierten Gebirgsseen findet, ohne daß er nachweislich vom Menschen dahin verpflanzt worden wäre, sind die Coregonen im Voralpengebiet stecken geblieben. Die Ausbreitungsmittel und -fähigkeiten müssen bei den vom Norden kommenden Einwanderern sehr verschieden gewesen sein. Vermutlich haben Forelle und Saibling den Marsch viel früher angetreten und ihn außerdem zum Teil passiv d. h. durch Verschlepptwerden bewältigt, während die Renken lediglich auf ihr eigenes Schwimmvermögen, das dazu noch weniger gut ist, in wasserreichen, passenden Flußläufen angewiesen waren. Die genannten drei Ströme haben ganz sicher als Zubringer eine Rolle gespielt. Wie aber sind die Coregonen in sie hinein gelangt?

Zunächst muß hier darauf hingewiesen werden, daß die Oberläufe des Rheins, der Rhône und der Donau zeitweilig miteinander in Verbindung gestanden haben. Nähere Daten zu dieser Frage habe ich in dem schon erwähnten Abschnitt in der Intern. Revue 35 S. 375 (Wagler 1937) gegeben. Es müßte darnach vielleicht vollkommen genügt haben, wenn die Renken in einen der drei Ströme gelangt waren, denn sie konnten dann ohne größere Schwierigkeiten im Laufe der Zeiten auch in die anderen hinüberwechseln. Dann ist aber das nächste Problem: Welcher der drei Ströme hat als erster die Renken empfangen?

Die Rhône schaltet natürlich von vornherein aus, weil sie nach dem Mittelmeer abwässert. Das nächstliegende wäre es, an den Rhein zu den-

ken, da er heute die erforderliche Verbindung nach dem Norden und den nicht vereisten Gebieten hat, doch bestehen gerade für diese Art der Einwanderung einige Schwierigkeiten: „den neueren Ansichten der Quartärgeologen zufolge, denen auch die Zoogeographen zuneigen (z. B. Lauterborn), floß der jetzige Hochrhein (vom Bodensee bis Basel) mit seinen Zuflüssen durch die burgundische Pforte noch im Pliozän zur Rhône und damit zu dem Mittelmeerbecken ab, während der Mittel- und Niederrhein im Pliozän dem Einzugsgebiet der Nordsee gehörte. Erst während der älteren Quartärzeit wurde der „Rhône-Rhein" infolge des Absinkens der oberrheinischen Tiefebene an die Nordsee angegliedert. Die Strecke des Rheingebietes von der Quelle bis zum Bodensee gehörte, wie man annimmt, vor der Eiszeit dem Stromgebiet der Donau an" (Berg 1932).

Es kommt also sehr darauf an, wann die Verbindung Hochrhein-Oberrhein erzielt wurde. Wurde sie relativ spät erst hergestellt, dann konnte die Besiedelung nur über die Donau erfolgen, kam sie früh genug zustande, wie es den Anschein hat, dann hätte auch der Rhein in seinem heutigen Mittel- und Unterlauf den Renken den Weg zum Alpenvorland bieten können. Dann mußten aber bestimmte Vorbedingungen erfüllt gewesen sein, auf die wir später noch näher eingehen wollen. Voraussetzung mußte sein, daß die heute im Voralpengebiet ansässigen Arten in den vom Mittel- und Niederrhein und seinen Nebenflüssen berührten Landstrichen ebenfalls vorhanden sind oder wenigstens in ihren Vorfahren dort lebten. Das ist aber nicht sicher der Fall. Die große Boden- und Schwebrenke finden sich wohl als Madü- bezw. Edelmaräne in Norddeutschland, nicht aber der Gangfisch und der Kilch. Es hätten wohl die ersten beiden über den Rhein in die Alpen gelangen können, nicht aber die zwei anderen.

Wenn auch der Rhein ausschaltet, dann bleibt die Donau als letzte für den Einfall übrig. An sich wäre dieser Strom für das Auffangen von Norden kommender Einwanderer genau wie der vor ihm ziehende Main besonders geeignet, weil er der Alpenkette fast parallel verläuft. Das Alpenvorland dacht sich allmählich zu ihm ab und leitet eine Anzahl von in den Alpen entspringenden Nebenflüssen ihm zu. Ebenso empfängt die Donau von Norden her eine Reihe südwärts ziehender Nebenflüsse, aber zwischen diese und den nördlichen Teil des im Glazial eisfreien mitteldeutschen Raumes schieben sich als schwer überwindbare Barrieren die Ketten der Mittelgebirge (Sudeten, Riesengebirge, Lausitzer Bergland, Erzgebirge, Thüringer-, Böhmer- und Frankenwald). Kein Flußlauf überquert das Hindernis und stellt die Verbindung zur Donau her. Zudem kommt erneut die zweite Schwierigkeit, die Frage nach dem Vorhandensein der Stammarten im eisfreien mitteldeutschen Raum.

Manche Forscher meinen (Gams 1924, Odenwall 1928/29, Scheffelt 1925), die jetzt im Genus *Coregonus* in den Alpenseen feststellbare Formenfülle sei erst nach der Einwanderung als Folge der Isolation in den abgeschlossenen Seenbecken entstanden und nehmen demgemäß als Stammform nur eine einzige Art, eine Wandermaräne an. Andere wieder glau-

ben, der Formenreichtum sei von Anfang an vorhanden gewesen und viele Arten hätten die Stammformen für die heutigen Renken und Felchen der Voralpen abgegeben. Dem gegenüber bin ich auf Grund meiner langjährigen Studien zur Ueberzeugung gekommen, daß zwar die heutigen Renken und Felchen in den verschiedenen Gewässern immer ein wenig von einander abweichen, also infolge der Isolation sich kleine Eigenheiten zugelegt haben, daß sie aber alle relativ leicht in vier „Arten" unterzubringen sind, die nach äußeren Merkmalen mitunter schwer von einander zu trennen sind, nach biologischen Eigenschaften dagegen sich immer leicht charakterisieren lassen. Diese vier Arten, nämlich:

1. *Coregonus wartmanni* Bloch, (1784) die große Schwebrenke oder der Blaufelchen
2. *Coregonus macrophthalmus* Nüsslin (1882), die kleine Schwebrenke oder der Gangfisch
3. *Coregonus fera* Jurine (1825), die große Bodenrenke oder der Sandfelchen
4. *Coregonus acronius* v. Rapp (1854), die kleine Bodenrenke oder der Kilch

sind, da sie in den verschiedensten Seen einzeln oder nebeneinander wiederkehren, seit der Eiszeit in ihren Grundcharakteren annähernd konstant geblieben und stellen somit zugleich die Arten dar, die sich vom nordischen Verbreitungsgebiet abgezweigt haben und eingewandert sind.

Ich habe die Einheiten „Arten" genannt. Man könnte ebenso gut eine andere Bezeichnung wählen, könnte von Formenkreisen, Artkreisen oder dergl. sprechen. Es ist lediglich Geschmackssache und hängt davon ab, welchen systematischen Wert man den trennenden Eigenschaften beimißt, ob man die kleinen Differenzen in der Ausbildung der Merkmale (Reusenbedornung, Schnauzenform, Augengröße usw.) für wichtiger hält als den Gesamthabitus und das biologische Verhalten (Standort im See, Ernährungsweise, Abwachs, Laichgewohnheiten usw.).

Die körperlichen Merkmale sind anfangs ausschließlich und selbst in neuester Zeit noch vorwiegend bei der Aufstellung der Arten verwertet worden. Man hat den kleinen Abweichungen viel zu viel Bedeutung beigemessen und darüber den Blick für die großen Zusammenhänge mehr oder weniger verloren. Nachteilig war z. T. auch die gewählte Untersuchungsmethodik. Ich lehne es grundsätzlich ab, nach konserviert eingesandten ganzen Fischen oder gar nur Köpfen ein Urteil über die artliche Zugehörigkeit abzugeben und habe mich bei allen meinen Untersuchungen nur auf frisches Material gestützt, auf ganze Fänge, die ich an Ort und Stelle studierte und von denen ich genau wußte, wo sie erbeutet worden waren; ich habe Nahrungsanalysen durchgeführt, die Laichgewohnheiten zu ermitteln versucht und dergl. mehr. Auf diese Weise erhält man natürlich ein wesentlich anderes Bild. Nach der Reusenbedornung scheinbar Zusammengehöriges kann auseinander gerissen werden und scheinbar wenig gut Zusammenpassendes kann doch aneinandergefügt werden. Die Gesamtheit

der Merkmale, der körperlichen sowohl als der ökologischen, war für mich bei Aufstellung der Arten maßgebend, nicht irgend welches einzelne.[1])

Es läßt sich natürlich schwer der Beweis erbringen, ob ich mit meiner Anschauung, die genannten vier Arten seien die, die aus dem Norden ins Voralpengebiet eingewandert sind, im Recht bin. Da paläontologische Dokumente vollständig fehlen, können die einzelnen Etappen der Wanderung nicht klar festgelegt werden. Man kann nur Vermutungen hegen, kann meiner Meinung oder der anderer Forscher die größere Wahrscheinlichkeit zubilligen. Für meine Auffassung spricht vielleicht die heutige Verteilung der vier Renkenarten auf die Voralpenseen.

3. Die Verteilung der Coregonusarten auf die Alpenseen.

a) Der bisherige Stand unserer Kenntnisse.

Alle vier Renkenarten kommen relativ selten im gleichen See nebeneinander vor, nicht gerade häufig ist auch die Anwesenheit von dreien, meist konnten bisher jeweils nur zwei oder auch nur eine Art in einem See nachgewiesen werden. Sind mehrere Arten nebeneinander vorhanden, dann ist stets die planktonfressende Art des offenen Wassers zugleich auch die besserwüchsige und die ebenfalls planktonfressende, daneben aber auch Bodennahrung aufnehmende und dem Ufer mehr genäherte die langsam-wachsende Form, und unter den Bodennahrung vorziehenden Bodenrenken wächst stets die etwas höher an der Halde sich aufhaltende besser als die die tieferen Schichten und den Seeboden bevorzugende. Eine Ausnahme von dieser Regel gibt es nicht. Ja noch mehr: Die Wachstumspotenz ist innerhalb der Art konstant und deshalb stimmt das Wachstum bei jedem Typus, gleiche Temperaturverhältnisse vorausgesetzt, von See zu See bis auf Millimeter im Durchschnitt für die einzelnen Jahresklassen überein. Weiter haben stets die beiden großwüchsigen Arten relativ kleinere, die zwei langsamer wachsenden dagegen relativ größere Augen. Die planktonfressende Form des Limnetikums zeigt wegen des reichlichen Vorhandenseins von Melanophoren meist schöne blaue bis schwärzliche Rückenfärbung („Blaufelchen") und diese Färbung hält auch nach dem Tode noch lange an

[1]) Die vorliegende Arbeit ist in den ersten Jahren des Krieges niedergeschrieben worden. Inzwischen ist eine Arbeit (Steinmann's) erschienen, die die Systematik der Voralpencoregonen erneut behandelt. Steinmann kommt auf die alte, früher mehrfach vorgetragene Ansicht zurück, es sei im Voralpenraum nur eine in zahlreiche „Schläge" aufgespaltene Art vorhanden. Die Schläge wechselten nicht nur von See zu See, die Aufspaltung sei sogar im gleichen Gewässer im Gange. Ich komme in anderem Zusammenhange später noch einmal auf die Frage zurück, hier sei nur betont, daß ich nach wie vor zu meiner Einteilung in vier Arten stehe und Übergänge zwischen diesen nicht kenne. Wohl ist es nicht möglich nach einzelnen körperlichen Merkmalen, insbesondere der Zahl der Reusendornen, die Trennung vorzunehmen, aber das Gesamtbild der Arten ist bei Beachtung aller körperlichen und ökologischen Eigenschaften so gut abgerundet, daß Zweifel an der Zugehörigkeit einzelner Populationen zu der einen oder anderen Spezies nicht aufkommen können.

während bei den übrigen Arten Lipophoren vorherrschen und eine fahlere bräunlich bis grüne Rückenfarbe hervorrufen, die nach dem Tode der Fische sehr rasch abblaßt.

Es ist schwer denkbar, daß diese erstaunliche Gleichheit lediglich Konvergenzerscheinung ist. Wäre nur eine Stammart eingewandert, dann hätte dasselbe Biotop in verschiedenen Seen vielleicht einigermaßen ähnliche äußere Erscheinungsform und ähnliche biologische Charaktere herauszüchten können, daß aber die Weiterentwickelung so gleichmäßig nur nach vier Richtungen gehen würde, wäre kaum zu erwarten gewesen. Wenn viele Stammarten eingewandert wären, dann müßte erst recht die heutige Einheitlichkeit überraschen und man müßte sich fragen, weshalb kommt nicht auch einmal ein langsam wachsender Planktonfresser eulimnetisch und ein besser wüchsiger in Ufernähe vor, weshalb nicht dann und wann ein gut wachsender Bodentierfresser in der Tiefe und ein langsam wüchsiger in den seichteren Seeteilen — wo doch derartiges im nordischen Ausbreitungsgebiet offenbar vorkommt! Warum sind derartige Ausnahmen nicht häufig vorhanden, wo doch die Zwergmaräne *(C. albula L.)* genau wie der Blaufelchen, Bewohner des freien Wassers ist und trotzdem bedeutend langsamer wächst als diese Art. Es kann das Wachstum nicht lediglich sich aus der Umwelt ergeben, es ist vererbt und Artmerkmal.

1937 (Wagler 1937 S. 381) hatte ich für die Verteilung der Renkenarten auf die Voralpenseen folgende Tabelle gegeben:

Verteilung der Renkenarten auf die Voralpenseen (n. Wagler 1937)

	B	G	S	K		B	G	S	K
Brienzer See		+	+		Heiterwangsee	+			
Genfer See	?	+	+		Ammersee		+	+	+
Thuner See	+	+	+	+	Mondsee	+			
Vierwaldst. See	+	+	+		Sarner See	?			
Wallensee	+	+	+		Baldegger See	+			
Bodensee (Obersee)	+	+	+	+	Bieler See		+		
Traunsee	?	?	?		Kochelsee		+	+	
Attersee	+	+	?		Hallwiler See	+			
Zuger See	+	?	+		Chiemsee	+	+	+	
Walchensee		+	+		Murtensee		+		
Achensee	+		+		Pfäffikonsee	+		+	
Hallstätter See	+				Greifensee	+		+	
Neuenburger See	?	+	+		Faaker See		+	+	
Würmsee		+	+		Alpsee	+		+	
Abersee	+				Weißensee		+		
Sempacher See	+				Wörthsee		+		
Plansee	+		+		Unter-(Boden-)see		+	+	
Zürichsee	+	+	+		Staffelsee	+		+	
Wörther See		+	?		Pilsensee		+		
Tegernsee		+	+						

B = Blaufelchen, G = Gangfisch, S = Sandfelchen, K = Kilch

Es kamen also nach dem damaligen Stand der Forschung alle vier Arten nur zweimal neben einander vor, im Bodensee, wo sie schon seit Jahrhunderten von den Fischern unterschieden werden und im Thuner See, an dem ich den Nachweis führen konnte, daß der sog. Kropfer der Kilch ist und als vierte Art neben den Bläuling (Blaufelchen), das Albeli (Gangfisch) und den Balchen (Sandfelchen) gestellt werden muß. Drei Arten waren im Vierwaldstätter See, Wallen-, Zürich-, Ammer- und Chiemsee zu Hause. Während es sich dabei aber fast immer um die beiden Schweb- und die große Bodenrenke handelte, hatte der Ammersee als einziger nur die kleine Schwebrenke und statt des Blaufelchen den Kilch. Die übrigen Seen hatten meist nur zwei Arten und zwar je eine der Schwebrenken und die große Bodenrenke, bei wenigen war nur eine Art und zwar stets eine der Schwebrenken nachgewiesen.

In der Tabelle erscheint als sicher nachgewiesen der Blaufelchen 21mal, als unsicher 4mal, der Gangfisch 23mal sicher und 2mal zweifelhaft, der Sandfelchen 23mal sicher und 2mal unsicher und der Kilch überhaupt nur insgesamt 3mal. Der Kilch ist also, was lange bekannt war, die seltenste Art. Die anderen Spezies halten sich mit je 25 sicheren und unsicheren Vorkommen scheinbar die Waage. Aus der Größe, maximalen und mittleren Tiefe der Seen einen Anhaltspunkt zu gewinnen, nach welchem Prinzip die Verteilung auf die Seen erfolgt ist, scheiterte. Das Auftreten schien keinen besonderen Gesetzen zu unterliegen und völlig unabhängig von den hydrographischen Bedingungen zu sein. Nun wußte ich bei der Abfassung der Tabelle schon, daß sie noch unvollständig ist. Einmal umfaßt sie noch nicht alle Renkenseen der Voralpen und zweitens bestanden Beobachtungslücken insofern, als in manchen der Gewässer mir eine oder die andere Art nicht zu Gesicht gekommen sein konnte und drittens lagen vielleicht auch manche Fehlbestimmungen infolge zu spärlichen Materials vor. Ich vermutete, daß sich noch größere Änderungen in der Tabelle ergeben würden. Die Vermutung hat sich als richtig herausgestellt. Vor allem für Bayern und die österreichischen Länder können jetzt größere Korrekturen angebracht werden, die das Verbreitungsbild stark verändern. Die fortschreitende Erforschung der Gewässer hat neue Erkenntnisse gebracht. Besonders ein Umstand ist mir dabei zu Hilfe gekommen: die Änderung der Bewirtschaftungsweise.

b) Die Auswirkung der neuen Bewirtschaftungsweise auf die Renkenbestände.

In Bayern ist auf mein Betreiben mit der früheren Art, die Seen zu behandeln, endgültig gebrochen worden. Die Unterstellung der Fischerei unter die Obhut und Führung des Ministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten und der ihm nachgeordneten Organe haben in verhältnismäßig kurzer Zeit eine grundsätzliche Änderung ermöglicht. Während die Seenfischer in früherer Zeit im großen und ganzen tun und lassen

konnten, was sie wollten, bezw. was die Genossenschaftsversammlungen durch Mehrheitsbeschluß festlegten, erfreuen sie sich jetzt einer tatkräftigen Leitung und Förderung von oben her, und das hat sich schon in verschiedener Richtung nützlich ausgewirkt.

Was die Renken anlangt, beruht die jetzige Bewirtschaftungsweise vor allem auf zwei Maßnahmen:

1. **der Ausschaltung des Zuggarnes** und damit der willkürlichen Entscheidung des Fischers über die dem Verbraucher zuzuführenden Mindestgrößen der Fische.
2. **der Anpassung der Maschenweiten in den Stellnetzen an den Abwachs und den Reifeeintritt** bei den vorhandenen Stämmen und damit der **Sicherstellung des Nachwuchses** in genügend großer Zahl.

Die Erfolge, die mit dieser planmäßigen Bewirtschaftung erzielt worden sind, sind schlagend. Mit wenigen Ausnahmen waren die bayerischen Seen stark heruntergewirtschaftet. Hektarerträge von 0,5 kg waren nichts seltenes. So wurden z. B. im Kochelsee bei Verwendung von 28 mm in den Stellnetzen bis 1930 nur noch 67 kg pro Jahr und qkm Seefläche gefangen. Auf meinen Rat hin, weitmaschigere Netze anzuschaffen, ging man mit einem Sprunge auf die als wünschenswert bezeichneten 35 mm. In den beiden nächsten Jahren fing man dann wohl auch nicht mehr, aber das Vorgehen lohnte sich schließlich doch: bis 1937 stieg die Jahresernte allmählich auf 932 kg/qkm. Leider kam darnach ein erneuter Rückschlag. 1940 brachte nur noch 272 kg/qkm. In konsequenter Durchführung des angenommenen Bewirtschaftungsprinzips beschloß man, nur noch 38 mm zu gebrauchen und dieser Schritt hat endgültig die erwünschte Besserung gebracht. Die Ernte schnellte erneut hoch und ist nun seit 1942 annähernd gleich geblieben mit über 1000 kg/qkm. Leider läßt sich die Zahl statistisch nicht ganz genau erfassen. Solange die Erträge noch gering waren, wurden mir von den Fischern bereitwillig genaue Auskünfte gegeben, sowie aber die Steigerung da war, bekam man Angst vor dem Finanzamt und in der Zeit der Lebensmittel-Zwangsbewirtschaftung war noch ein zweites Schreckgespenst hinzugetreten. Die Fischer waren gehalten, ein vom Ministerium festgesetztes Kontingent ihres Fanges an einen Großhändler zur weiteren Verteilung an den Kleinhandel und damit an die Bevölkerung der Großstadt München abzuliefern. Da der freie Verkauf und Tausch der Fische sich lohnender gestalten ließ als die Ablieferung an den Großhandel, suchte man das Kontingent möglichst niedrig zu halten. Man gab weniger Jahresertrag an und hoffte dabei, daß dann das Ablieferungssoll herabgesetzt würde.

Die am Kochelsee mit den weiten Maschen gemachten Erfahrungen decken sich völlig mit den an anderen Seen gewonnenen (Ammersee, Riegsee, Tegernsee, Weissensee etc.). Stets kam auf die Vergrößerung der Maschen eine dem Sprung entsprechende mehr oder weniger schnelle und große Verbesserung der Ernte, aber diese hielt nicht sofort an. Es

traten vielmehr meist gänzlich unerwartet und unerwünscht störende Fluktuationen auf, die erst verschwanden, wenn die endgültige, dem Abwachs völlig angepaßte Maschenweite erreicht war. Beim Gangfisch ist das Maß 38 mm, beim Blaufelchen mindestens 45 mm, wahrscheinlich 48 mm. Ich komme auf die Frage in einer anderen Arbeit eingehend zurück. So viel kann aber jetzt schon gesagt werden: der Grund für die Notwendigkeit der hohen Weiten in den Stellnetzen ist die außerordentlich große Vernichtungsziffer bei den Eiern, der Brut und den Jungfischen der Renken. Wie sich zeigen läßt, kommt von mindestens 4000 im Laich abgelegten Eiern nur ein einziges bis zum fangreifen Fisch!

Der Gesamtertrag der etwa 250 qkm bedeckenden bayerischen Renkenseen belief sich vor 1937 auf rund 37000 kg dieser Fische. Die Zahl war aber 1940 bereits auf 67000 kg angestiegen. Wenn nun auch infolge des Krieges und seiner Auswirkungen, des Arbeitskraft- und Faserstoffmangels 1942 bis 1945 ein kleiner Rückschlag zu verzeichnen war, so ist 1946 und 1947 wieder eine leichte Besserung spürbar und ein späterer gleichmäßiger Aufschwung mit Sicherheit zu erwarten. Ich hoffe die Ernte bis auf fast 300000 kg im Jahr, also auf etwa das 8fache des ursprünglichen, bringen zu können.

Die Veränderung der Befischungsweise hat, was ich von Anfang an wußte, sehr großen Einfluß auf das Aussehen der Fische gehabt. Zunächst ist die Durchschnittsgröße im Fang stellenweise ganz erheblich angewachsen. Als ich im Herbst 1927 am Würmsee einige Hundert Renken untersuchte, war die Hauptmasse, da noch mit 28 und 30 mm in den Stellnetzen und mit dem Zuggarn gefischt wurde, nur ca 25 cm lang. Viele Exemplare waren kleiner, bis herunter zu 19 und 20 cm, nur ganz vereinzelt wurden 30 cm erreicht. Heute bei 36 mm im Minimum in den Stellnetzen liegt das Längenmittel bei 29 bis 30 cm und eine ganze Anzahl ist stets im Korbe, die 35 cm und mehr hat, aber kleinere Fische sind selten. Am Ammersee waren die Renken des Fanges im Jahre 1928 nur 20 bis 32 cm lang mit dem Mittel bei 24 bis 25 cm, während 1941 die entsprechenden Zahlen bei 25 bis 40 und 33 cm lagen.

Infolge der größeren Körperlänge treten jetzt zweitens die Artmerkmale viel besser heraus als früher. Am Würmsee hatte ich schon bei der ersten Untersuchung von 1927 den Verdacht, es möchten unter den überprüften 650 Exemplaren zwei verschiedene Arten sein. Die beiden Formen, die ich als A und B in meinen Aufzeichnungen führte, waren jedoch wegen der Ähnlichkeit der Reusenbedornung und der geringen Verschiedenheit im Wachstum bei den jugendlichen Individuen nicht deutlich auseinander zu halten, weshalb ich auf ihre getrennte Beschreibung verzichtete und nur eine Art, den Gangfisch, anerkannte. Nunmehr hat die Untersuchung der weit größeren Fische ergeben, daß neben dem Gangfisch auch noch der Blaufelchen auftritt.

Am Ammersee liegen die Verhältnisse ähnlich. Bei der ersten Untersuchung 1928 war im Fang nur der Gangfisch sicher bestimmbar, ob-

gleich auch der Blaufelchen vermutet wurde. Es bildeten ja der Ammer-, Pilsen- und Wörthsee zusammen mit weiten jetzt trocken liegenden Flächen (z. T. noch „Filze" und „Moose") im frühen Postglazial eine einzige große Einheit. Mußte es dann nicht merkwürdig erscheinen, wenn zwei der Restseen (Ammer- und Wörthsee) den Gangfisch allein hatten, während im dritten (Pilsensee) der Blaufelchen sich fand? Hatte der kleine und flache Pilsensee die große Schwebrenke, dann mußte sie erst recht in den beiden größeren und tieferen Becken zugegen sein. Die Vermutung hat ihre Bestätigung gefunden. Im Ammersee lebt neben dem Gangfisch der Blaufelchen in schönen, typischen Exemplaren und auch im Wörthsee ist er wieder aufgetaucht — seit mit weiteren Maschen gefischt wird.

Am Tegernsee war die Artbestimmung besonders schwierig. Fast seit der ersten Untersuchung, bei der allein der Gangfisch nachgewiesen wurde, fielen mir immer einzelne gut gewachsene Stücke im Material auf. Der Prozentsatz dieser Fische ist im Laufe der Jahre mit der Erhöhung der Maschenweiten immer größer geworden. Heute weiß ich bestimmt, daß diese Stücke der Art *wartmanni* zugehören. Die letzten Zweifel hat die im Herbst und Winter vorgenommene Untersuchung der Eier und Dottersackbrut beseitigt.

Aus dem Chiemsee hatte ich den Blaufelchen und Sandfelchen neben einer kleineren Art aufgeführt, die ich mit dem Gangfisch identifizierte. Scheffelt wollte allerdings den Kilch als Chiemseebewohner nachgewiesen haben. Inzwischen hat sich herausgestellt, daß beide Bestimmungen richtig sind. Kilch und Gangfisch leben im Chiemsee nebeneinander, nur hat die ähnliche, niedere Reusendornenzahl bei den Fischen die saubere Trennung bisher verhindert. Die heute im Fang vorliegenden größeren Fische zeigen die äußeren Merkmale der beiden Spezies sehr deutlich. Die Fischer, die früher überhaupt nur „Renken" schlechthin kannten, sprechen jetzt z. T. die Arten sicher an und gebrauchen in der Unterhaltung die Namen Blaufelchen, Sandfelchen, Gangfisch und Kilch völlig richtig — genau wie am Bodensee.

In der Tabelle erschienen ferner Fragezeichen beim Traunsee in den Rubriken für Gangfisch, Blau- und Sandfelchen. Auch diese kann ich jetzt ausmerzen. Was von den Fischern als Reinanke bezeichnet wird, ist wirklich der Blaufelchen, während der Riedling dem Gangfisch entspricht. Der Sandfelchen muß nach den Aussagen der Fischer ebenfalls vorhanden sein.

Im Handbuch der Binnenfischerei wurden als Renken führend die Trumer Seen nördlich Salzburgs mit aufgezählt. Zu dieser Gruppe gehört als dritter der Grabensee. Er hat ebenfalls den Blaufelchen, während der Niedertrumer See daneben noch den Gangfisch besitzt. Weiter darf ich mit Zustimmung von Kollegen Dr. Einsele folgendes erwähnen. Im Zellersee im Pinzgau waren in früheren Jahrzehnten Reinanken gefangen worden. Die Fische waren allmählich angeblich wegen Verschlechterung der Lebensbedingungen, in Wirklichkeit aber wohl infolge Raub-

fischerei mit zu engen Netzen, immer spärlicher geworden, so daß der Fang schließlich als nicht lohnend ganz eingestellt werden mußte. Neuerdings hat sich der Bestand wieder erholt. Es werden Blaufelchen gefangen!

Endlich haben sich ein paar bayerische Seen noch als Renkenseen herausgestellt, nämlich einige der Osterseen (großer Ostersee und manche der kleineren Gartenseen), die alle Trabanten des Würmsees sind und ehemals zu diesem gehörten, der Niedersonthofener See (Restsee des einstigen Illersees), der Obinger und Seeoner Kloster-See im Chiemseegebiet und der Seehamer See an der Autobahn München-Salzburg. Alle enthalten, soweit ich bisher Bestimmungen durchführen konnte, den Blaufelchen — allerdings in sehr geringer Menge.

Durch diese neuen Beobachtungen und Funde hat die Liste der Renkenvorkommen in Bayern und Österreich ein wesentlich anderes Aussehen erhalten. In der Schweiz würden bei entsprechender Bewirtschaftungsweise ebensolche Veränderungen zu erwarten sein. Solange da aber wie am Bodensee alle Hoffnung auf die künstliche Erbrütung gesetzt wird, ist nichts zu erhoffen.

Wie die nachfolgende Tabelle zeigt, ist der Blaufelchen die häufigste Renkenart im Voralpengebiet. In 35 Fällen von insgesamt 38 tritt er mit Sicherheit auf, während der Gangfisch nur 15, der Sandfelchen 21 und der Kilch gar nur 4mal vorhanden ist. Die Gangfischvorkommen werden schwerlich noch vermehrt werden können, weil kein schlechter wachsender Coregone, auf den die Maschenweiten eingestellt sein könnten, bei uns existiert und deshalb auch der Gangfisch zugunsten dieses Fisches nirgends unterdrückt sein kann.

Anders liegen die Verhältnisse beim Sandfelchen. Ich nehme an, daß die Zahl der Fundorte noch sehr stark ergänzt werden kann. Die große Bodenrenke wird überall, wo sie nachgewiesen werden konnte, nur in geringer Zahl und meist nur zu bestimmten Zeiten (Frühjahr und während des Laichgeschäftes) gefangen. Es bleibt daher stets mehr oder weniger dem Zufall überlassen, ob sie dem nur hin und wieder an die Gewässer kommenden Biologen in die Hände gerät. Nach meinen Erfahrungen müßte die große Bodenrenke in fast allen Seen noch bestätigt werden können.

Vorkommen der Coregonusarten in Bayern und Österreich nach dem jetzigen Stande.

	Areal	ma. T.	mi. T.	B	G	S	K	M[1])
Bodensee (Obersee)	475,49	252,0	100,1	+	+	+	+	
Chiemsee	80,14	73,6	24,5	+	+	+	+	
Untersee (Bodensee)	63,00	46,0	13,2	+	+	+	+	
Würmsee	57,10	123,0	54,0	+	+	+		
Ammersee	47,00	82,5	37,8	+	+	+	+	
Attersee	46,72	170,6	84,2	+	+	+		
Traunsee	25,65	197,0	89,7	+	+	+		
Wörther See	19,14	84,6	43,2		+			
Walchensee	16,37	192,0	91,8	+	+	+		
Mondsee	14,22	68,3	35,9	+				
Abersee (Wolfgang-See)	13,15	114,0	47,1	+				
Tegernsee	9,12	71,0	39,7	+	+	+		
Tachensee (Waginger See)	8,97	27,5	15,6	+				+
Hallstätter See	8,58	125,2	64,9	+				
Staffelsee	7,65	35,0	10,7	+		+		
Achensee	7,34	133,0	70,6	+		+		
Simssee	6,54	22,5	13,4	+		+		
Kochelsee	5,95	67,0	28,5	+	+	+		
Obertrumer See	4,91	35,0	16,0	+				
Zeller See	4,70	69,5	37,0	+				
Wörthsee	4,49	33,0	13,0	+	+	+		
Niedertrumer See	3,70	40,0	15,7	+	+			
Plansee	2,85	76,5	44,8	+				
Alpsee bei Immenstadt	2,41	22,8	14,1	+		+		
Faaker See	2,34	29,5	14,2		+	+		
Schliersee	2,19	37,0	24,9	+		+		
Pilsensee	1,93	16,0	9,4	+		+		
Riegsee	1,86	14,0	5,6	+		+		
Eibsee	1,77	34,5	?	+		+		
Heiterwangsee	1,35	60,0	39,2	+				
Niedersonthofener See	1,30	21,7	10,7	+				
Grabensee	1,30	13,0	7,0	+				
Weißensee	1,29	25,0	13,5		+	+		
großer Ostersee	1,19	29,8	11,7	+				
Langenbürgener See	1,03	35,0	?	+				
Seehamer See	ca 1,00	?	?	+				
Obinger See	0,32	14,0	?	+				
Seeoner Kloster See	0,46	15,0	7,5	+				

[1]) ma. T., mi. T. = maximale und mittlere Tiefe, B = Blaufelchen, G = Gangfisch S = Sandfelchen, K = Kilch, M = kleine Maräne. Das Areal ist in qkm angegeben.

c) Eigenschaften der Gewässer, die das Auftreten der Renken beeinflussen.

Sieht man sich die Seen auf ihre limnographischen Eigenheiten an, so ergibt sich, daß sowohl größte und tiefste als kleinste und flachste vom Blaufelchen besiedelt werden. Dieser Coregone ist bisher mit Bestimmtheit nicht nachgewiesen worden im Faaker, Weißen- und Wörther See. Er könnte aber nach meinem Dafürhalten in allen noch entdeckt werden. Im Kochelsee habe ich ihm schon lange nachgespürt, da er aus bestimmten Gründen eigentlich dort sein müßte und ich glaube, ihn auch schon in einzelnen Exemplaren angetroffen zu haben. Die Walchseepopulation des Gangfisches soll wiederum auf den Einsatz von Kochelseerenken zurückgehen, den Abt Wilhelm von Benediktbeuren im Jahre 1480 mit vieler Mühe vorgenommen hat. Ich möchte bezweifeln, daß der gesamte Coregonenbestand im Walchensee wirklich erst von Abt Wilhelm geschaffen worden ist.

Der Walchensee wässert jetzt in der Hauptsache über das Walchensee-Kraftwerk durch einen Druckstollen mit 200 m Fall nach dem Kochelsee ab und stellt, da von Süden her die Isar zur besseren Wasserspeisung eingeleitet wurde, eine einseitige, nur flußabwärts gerichtete Verbindung zwischen dieser und der Loisach, die wiederum in die untere Isar einmündet, dar. Die obere Isar zog früher am Walchensee vorbei, stand aber doch mit ihm durch einen seiner Abflüsse, die Jachen, in Verbindung. Nun lag in der Nacheiszeit, eingebettet ins Tal der Isar, entweder ein einziger gewaltiger See oder eine Kette von kleineren oligotrophen Gewässern (Seen von Tölz, Fall, Vorderriß und Wallgau-Mittenwald) und ein Seitenarm dieser Wasserbecken reichte in die Jachenau gegen den Walchensee hin. Weiter abwärts lagen im Tal der Loisach der große Königsdorfer und Wolfratshausener See. Sie alle müssen Coregonen besessen haben und darunter besonders den Blaufelchen; denn wenn einerseits dieser Fisch über die Isar und Loisach und weiter über eine nicht mehr vorhandene Verbindung (Bergsturz) bis in den Eibsee gelangen konnte und er anderseits über den Oberlauf der Isar den Achensee erreichte, dann müßte es geradezu Wunder nehmen, wenn er nicht auch in die beiden verschwundenen Seen, sowie den Walchen- und Kochelsee, gelangt wäre.

Schon immer war es mir aufgefallen, daß viele der Walchenseerenken eine eigenartige, nicht recht zum Gangfisch passende, metallisch blaugrüne Rückenfärbung besaßen. Ein sicheres Erkennen des Blaufelchen, an den die Färbung denken ließ, war aber an den wegen der engen Maschen sehr kleinen Fischen nicht möglich. Nun spielte mir der Zufall ein kleines Schuppenmaterial aus dem Walchensee vom Jahre 1912 in die Hände. Damals wurden nach den Aussagen eines älteren, sehr zuverlässigen Fischers, der selbst in seiner Jugend am Walchensee gearbeitet hat, mit weitmaschigen Zuggarnen vorwiegend größere Renken gefangen. Die Untersuchung dieser Schuppen und die Rückberechnung des Wachstums nach der Dahl-Lea'schen Methode ergab einwandfrei den Blaufelchen. Abt Wilhelm hat wahr-

scheinlich den Walchensee nicht erst mit Coregonen besiedelt. Er hat vielleicht aus dem Kochelsee den Gangfisch, der sich im Mittelalter besonderer Wertschätzung erfreute, zum vorhandenen Blau- und Sandfelchen hinzugefügt, keineswegs aber einen neuen Renkensee geschaffen. Überdies sind neuerdings größere Mengen Blaufelchen-Brütlinge aus dem Bodensee in den Walchensee eingesetzt worden.

Den Blaufelchen sollte man ferner für den Weißensee annehmen, das letzte größere Überbleibsel des einstigen großen Lechsees. Das gleiche gilt für den Wörther und Faaker See in Kärnten, die mir noch relativ schlecht bekannt sind. An allen wird der Blaufelchen wahrscheinlich nur durch die im Gebrauche stehenden engen Netze so stark darnieder gehalten, daß er nicht recht in Erscheinuug treten kann. Am Faaker See wurde ja noch vor wenigen Jahren ausschließlich mit sehr engem Zuggarn auf den Laichplätzen (des Gangfisches) gefischt! Damit würde aber das Vorkommen der großen Schwebrenke in allen voralpinen Coregonenseen entweder sicher nachgewiesen oder doch zum mindesten wahrscheinlich gemacht sein.

Wesentlich anders ist die Verteilung des Gangfisches. Er findet sich vorwiegend in großen und tiefen Seen, nämlich im

	Areal	mi. T.		Areal	mi. T.
Bodensee	475,46	100,1	Wörther See	4,49	43,2
Chiemsee	80,14	24,5	Tegernsee	9,12	39,7
Würmsee	57,10	54,0	Kochelsee	5,95	28,5
Ammersee	47,00	37,8	Wörthsee	4,49	13,0
Attersee	46,72	84,2	Niedertrumer See	3,70	15,7
Traunsee	25,65	89,7	Faaker See	2,34	14,2
Walchensee	16,37	91,8	Weißensee	1,29	13,5

dagegen nicht in folgenden überwiegend kleineren oder flacheren Becken:

Mondsee	14,22	35,9	Zeller See	4.70	37,0
Abersee	13,15	47,1	Plansee	2,85	44,8
Hallstätter See	8,58	64,9	Schliersee	2,19	24,9
Achensee	7,34	70,6	Heiterwangsee	1,35	39,2
Tachensee	8,97	15,6	Niedersonthofener See	1,30	10,7
Staffelsee	7,65	10,7	Grabensee	1,30	7,0
Simssee	6,54	13,4	gr. Ostersee	1,19	11,7
Niedertrumer See	3,70	15,7	Langenbürgener See	1,03	?
Alpsee	2,41	14,1	Seehamer See	?	?
Pilsensee	1,93	9,4	Obinger See	0,32	?
Riegsee	1,86	5,6	Seeoner Kloster-See	0,46	7,5
Eibsee	1,77	?			

Die Regel erleidet allerdings auf beiden Seiten einige Ausnahmen, aber gerade diese sind besonders bemerkenswert. Die größeren und tieferen Seen, welche den Gangfisch nicht besitzen und in der ersten Gruppe der Tabelle besonders zusammengefaßt sind, liegen am weitesten im Gebirge,

haben steile Böschungen oder schroff in die Tiefe abfallende Wände, schmale, stellenweise ganz fehlende Uferbank und wenig flache Teile. Alle beherbergen gleichzeitig den Seesaibling oder sind sogar wie der Mond- und Schliersee vorwiegend Saiblings- und erst in zweiter Linie Renkenseen. Die Seen der zweiten Gruppe sind mit Ausnahme des Eibsees, der vielleicht besser zur ersten zu stellen wäre, mehr oder weniger eutrophe Gewässer. Die meisten sind Corethraseen mit rascher Sauerstoff-Abnahme nach der Tiefe. Bringt man nun die Lebensweise des Gangfisches mit der Eigenart der Seen in Verbindung, dann ahnt man mehr, ohne bestimmt erkennen oder beweisen zu können, welche Ursachen die eigenartige Verteilung regeln.

Im Bodensee ist der Gangfisch keineswegs gleichmäßig über den ganzen See bezw. seine Uferzone verteilt. Er tritt hier häufiger, da spärlicher auf. Im ganzen scheint er an schroffen Felswänden und steilen Halden sich weniger wohl zu fühlen als an sanft geneigten. Besonders bevorzugt werden die nicht zu tiefen Seeteile (größere Buchten wie vor Lindau und Bregenz, Konstanzer Trichter, Schussendelta usw.). Den gleichen Eindruck gewinnt man beim Studium der Fangplätze in anderen Seen. Im Walchensee hält sich der Gangfisch z. B. nur vereinzelt an den in den See abfallenden Steilwänden des Herzogstandes auf, reichlich dagegen an den gegenüber liegenden Ufern und besonders in den Buchten von Einsiedeln, Niedernach und Walchensee. „Nach den Fängen der Fischer macht es den Eindruck, als ob der Gangfisch weiter seewärts (im Gebiet der Schussenmündung) in großer Zahl vorkommt. Im flachen Mündungsgebiet selbst wird er schon ab August in großen Mengen gefangen. Er hält sich dort bis zur Laichzeit im wesentlichen an Stellen auf, die 18 bis 25 m tief sind" (Nümann 1940). Dazu kommt ferner noch eins: „Die Fänge zeigen, daß der Gangfisch sich zur Laichzeit an den flachsten Stellen aufhält. Die meisten Fische wurden von den Fischern gefangen, die in 2 bis 3 m Tiefe gesetzt hatten. Die ersten laichenden Fische wurden, wie ich durch tägliche Kontrolle bei den Fischern feststellen konnte, auf der Wysse gefangen" (Nümann 1940).

Der Gangfisch ist nicht einseitiger Planktonfresser wie der Blaufelchen in den großen und tiefen Seen, sondern nimmt mit Vorliebe und vor allem während der Wintermonate Bodennahrung (Chironomiden) auf. Besonders im Alter neigt er, wie ich wiederholt betont habe, stärker zu dieser Ernährungsweise. Diese Vorliebe in Verbindung mit den Laichgewohnheiten erklärt nun die eigenartige Verteilung über die Voralpenseen. In flachen Seen ist das Entscheidende für das Fehlen der kleinen Schwebrenke der Sauerstoffschwund in der Tiefe. Der Blaufelchen vermag zwar bei eintretender Sauerstoff-Zehrung in die oberen Lagen auszuweichen, weil er an sich schon an das limnetische Leben in den oberen Schichten angepaßt ist und mit der Planktonnahrung völlig auskommt, der Gangfisch dagegen nicht. Er braucht anscheinend und zumal wenn er älter wird, tieferes Wasser und ein bestimmtes Maß von Bodennahrung. Sauerstoff-Zehrung in der Tiefe

tritt in unserer Höhenlage bei etwa 15 m und weniger ein. Das ist infolgedessen die Mindest-Mitteltiefe, die ein Gangfischsee haben muß und die in der Tat in der obigen Zusammenstellung der Gangfischseen kaum unterschritten wird. In den tieferen Seen tritt der Gangfisch aber nur da auf, wo genügend breite Uferbank für die Laichablage und flache Teile und sanft geneigte Halden für die Weide in der erforderlichen Ausdehnung vorhanden sind. Steile Felswände und Halden bieten ihm nicht die gewünschte Bodennahrung in ausreichender Menge.

Der wählerischste Voralpencoregone ist zweifellos der Kilch. Da diese einzige wirkliche Tiefenrenke nur zeitweilig in flacheres Wasser zieht, ist es durchaus verständlich, daß sie nur in den größten und tiefsten Seen zur Ansiedelung gekommen ist. In der Tabelle sind nur drei Kilchseen enthalten, der Ammer-, Boden- und Chiemsee, als sicher kann ferner der Thuner See in der Schweiz angeschlossen werden. Vielleicht lebt der Kilch unerkannt noch in einigen anderen Schweizer Seen. So vermute ich z. B., daß im Genfer See unter der Bezeichnung „gravenche" wie am Chiemsee zwei verschiedene Coregonen mit ähnlicher niederer Reusendornenzahl laufen, nämlich der Gangfisch und der Kilch.

Es scheint also, wenn wir kurz zusammenfassen wollen, als ob Blau- und Sandfelchen die geringsten Anforderungen an ihre Umgebung stellten, empfindlicher ist schon der Gangfisch und am meisten spezialisiert der Kilch. Die Tatsache, daß Blau- und Sandfelchen fast überall zuhause sind und die zweite, daß Gangfisch und Kilch trotz ihrer Ansprüche ans Milieu sowohl im äußersten Osten als Westen des Gebietes angetroffen werden, machen es wahrscheinlich, daß ihre Vorfahren zunächst in alle Seen gelangt sind. Sie haben sich in manchen bis heute nebeneinander halten können, in anderen ist die eine oder andere Art schon kurz nach der Einwanderung ausgefallen oder im Laufe der Zeiten mit der Veränderung des limnologischen Charakters allmählich wieder verschwunden. Wir müssen ja immer wieder darauf hinweisen, daß die meisten der Seen bedeutend an Umfang verloren haben. Der Wasserspiegel ist teilweise bis zu 30 und 40 m abgesunken. Weite flachere Teile sind dadurch den Seen entzogen worden.

Daß die örtlichen Umgebungsbedingungen und nicht die Einwanderungsmöglichkeiten das Auftreten der Coregonusarten in den Seen bestimmen, geht besonders deutlich aus dem Verhalten benachbarter Seen hervor. Der Gangfisch lebt z. B. im Attersee, nicht dagegen im Mondsee, trotzdem beide nur durch einen kurzen Flußlauf getrennt sind und ein Austausch von Blaufelchen von See zu See beobachtet wird. Ebenso lebt *C. macrophthalmus* wohl im Traunsee, nicht aber im Hallstätter See, obwohl er Traun aufwärts leicht dahin gelangen könnte und dieser Weg von einer anderen Art (Blaufelchen) zur Laichzeit wenigstens teilweise auch heute noch zurückgelegt wird. Im oberen Bodensee leben alle vier Renkenarten, im unteren sind dagegen nur zwei häufig. Wenn ich auch glaube, daß der Blaufelchen bei größerer Maschenweite im Untersee an Zahl zunehmen kann, so wird doch die vierte Art, der Kilch, immer sehr selten bleiben. Er wird in einzelnen

Exemplaren als Zuwanderer gefangen werden, sich aber nicht zum Standfisch entwickeln können. Ähnliche Beispiele könnten noch mehr angegeben werden. Alle beweisen fast zwingend, daß die Auslese der See selbst vorgenommen hat. Das Angebot war überall das gleiche, aber die Möglichkeit zur Ansiedelung und zum Durchhalten war nicht überall gegeben.

4. Finden sich die Alpencoregonen im nordischen Verbreitungsgebiet?

Wenn wir die vier heutigen Voralpen-Coregonusarten als die alten Einwanderer ansehen, die sich seit der Eiszeit fast unverändert erhalten haben, und wenn diese Einwanderer von Norden gekommen sind, dann dürfte wohl die nächste Frage, die gestellt werden muß, lauten: Sind diese vier Arten heute noch und, wenn ja, wo sind sie im nordischen Verbreitungsgebiet nachweisbar? Für zwei Arten wurde diese Frage für Norddeutschland bereits beantwortet. Blaufelchen und Sandfelchen haben ihre nordischen Vertreter in der Edelmaräne und großen Maräne. Die ausführliche Begründung dieser Ansicht findet sich im Handbuch der Binnenfischerei (Wagler 1940).

Die Edelmaräne (*C. generosus* Peters 1871) ist unter dem Namen Peipusmaräne (*C. maraenoides* Poljakow 1874) am bekanntesten geworden. Sie findet sich in Deutschland in einer Reihe von Seen in Ostpreußen (z. B. Goldapgarsee) und in der Mark (Nominatform!: Pulssee und benachbarte Seen des Warthesystems). Nach Otterström (1912—17) soll sie auch in Dänemark zu Hause sein und ein Vorkommen in England ist nach meinem Dafürhalten nicht ganz ausgeschlossen. Im allgemeinen macht es den Eindruck, als ob die Häufigkeit von Osten nach Westen zu abnehme. Leider läßt sich noch sehr schwer nachprüfen, wo im einzelnen die Edelmaräne in Skandinavien und Finnland auftritt. Vorhanden ist sie da auf jeden Fall.

Die große Maräne (*C. maraena* Bloch 1779) ist in Norddeutschland sehr häufig. Sie kommt in zahlreichen Seen, meist allerdings in geringer Volksdichte vor. Nach Westen reicht sie sehr wahrscheinlich bis England. Gangfisch und Kilch sind aber bestimmt in keinem einzigen norddeutschen See ansässig, obwohl einzelne Gewässer groß und tief genug wären, ihnen geeignete Lebensbedingungen zu bieten. In England fehlen die beiden Arten ebenfalls, soweit man nach der vorhandenen Literatur entscheiden kann. Wie es in Skandinavien steht, läßt sich vorläufig schwer sagen. Die bisherige Art und Weise die Gruppe zu behandeln, steht hindernd im Wege. Der größte Wert wurde ja immer der Reusenbedornung beigelegt und diese gibt keineswegs sichere Kennzeichen für die Spezies ab. Biologische Notizen, aus denen man das Charakteristische der Lebensführung erkennen könnte, sind selten oder zu knapp gehalten, und auf die überaus wichtige Frage des Abwachses gehen nur wenige Arbeiten neuerer Zeit ein. Selbst dann entstehen noch Schwierigkeiten, weil den Altersbestimmungen zuweilen größere Fehler besonderer Art anhaften.

a) Die Schwierigkeit der Identifizierung nordischer und alpiner Arten infolge der Unterschiedlichkeit der Altersbestimmung.

In früheren Veröffentlichungen habe ich mehrfach darauf hingewiesen, daß bei Fischen nicht alle auf den Schuppen erscheinenden dunkleren Ringe auch wirklich „Winterringe" darstellen. Nahrungswechsel, Veränderungen des Standortes und die damit verbundenen Änderungen der Umgebungstemperatur sowie Krankheiten und Parasiten können das Wachstumstempo so ungünstig beeinflussen, daß mitten in den Sommerfeldern dunklere Ringe auftreten. Ich habe diese Ringe „Sekundärringe" genannt und Beispiele dafür in mehreren Photographien im Handbuch der Binnenfischerei gegeben. Seligo (1908) kannte sie bereits als „accessorische Ringe" und neuerdings tauchen sie auch in der nordischen Literatur auf. Järvi (1940) bildet sie ab und bezeichnet sie sehr treffend als „Unterbrechungsringe" oder „Scheinzuwachsgrenzen". Die Ringe sind bei manchen Populationen recht selten (meiste Blaufelchenstämme), bei anderen wieder überaus häufig (sehr viele Gangfische). Das ist verständlich, denn es spiegelt sich ja in den Schuppen die gesamte Lebensführung wieder, bei den Blaufelchen das konstante Milieu der Freiwasserzone und bei den Gangfischen das Auf- und Niedertauchen in verschieden temperierte Wasserschichten.

Ein einwandfreies Kriterium für die Entscheidung, ob eine ringförmige Linie auf der Schuppe wirklich die Grenze eines Jahres darstellt oder ob es sich bei ihr nur um einen Unterbrechungsring handelt, besitzen wir leider nicht. Das Urteil bleibt immer dem Gutdünken des Beobachters überlassen und kann nach dieser oder jener Seite fallen. Eine Möglichkeit zur Überprüfung des Gesamtresultates ist aber vorhanden. Von verschiedenen Seiten ist festgestellt worden, daß auch das Wachstum der Fische nach bestimmten Gesetzen verläuft, die sich mathematisch erfassen lassen. Der einzelne Fisch mag in seinem Wachstum etwas von der Norm abweichen, für die Gesamtheit der untersuchten Population muß sich aber eine mittlere Abwachskurve ergeben, die durch eine mathematische Funktion beschreibbar ist. Solche Funktionen sind von Ford (1933), Pütter (1929) und v. Bertalanffy (1934) abgeleitet werden. Ich selbst habe eine der Ford'schen ähnliche mit gutem Erfolg bei den verschiedensten Fischarten angewendet. Es ist:

$$l_t = l_1 + (l_2 - l_1) \cdot \frac{1 - m^{t-1}}{1 - m}$$

wobei l_1, l_2, l_t die Längen des Fisches nach 1, 2 und t Jahren sind und m der Quotient ist, um den das Wachstum vom 2. Jahre ab regelmäßig abnimmt. Ein Beispiel soll die Verwendungsmöglichkeit aufzeigen.

Am Tegernsee habe ich bis Ende 1946 1090 Gangfische auf ihr Wachstum untersucht und habe als Mittelwerte für die Altersklassen gefunden:

Jahr	Rück-berechnung	Formel m = 0,76	Differenz	Zahl der Exemplare
I	9.27			1090
II	17.29			1090
III	23.12	23.39	— 0.27	1090
IV	27.67	28 02	— 0.35	1011
V	31.20	31.54	— 0.34	869
VI	33 64	34.21	— 0.57	480
VII	35.81	36.25	— 0.44	158
VIII	38.21	37.79	+ 0.42	45
IX	39.43	38.97	+ 0.46	17
X	40.35	39.86	+ 0.49	6

Die Altersbestimmung ist beim Tegernseegangfisch überaus schwierig, da Scheinzuwachsgrenzen fast die Regel sind. Es fragt sich nun, ob die in der Tabelle angegebene Reihe der Wirklichkeit nahe kommt und wie weit sie dem durch die Funktion ausgedrückten Gesetz entspricht. Setzt man $l_1 = 9{,}27$, $l_2 - l_1 = 8{,}02$ und $m = 0{,}76$, so erhält man die in der Tabelle in der dritten Spalte aufgeführten Werte. Man sieht, die errechneten Zahlen liegen bis zum 7. Jahre um wenige mm höher als die nach den Schuppen direkt gewonnenen, im 8. bis 10. Jahre dagegen etwas darunter. In der graphischen Darstellung decken sich die beiden Kurven bei der gewählten Vergrößerung fast vollkommen (Abb. 1).

Wenn accessorische Ringe selten vorkommen, dann genügen schon verhältnismäßig wenig Exemplare zur Berechnung einer guten mittleren Abwachskurve. 50 bis 100 Stück reichen meist völlig aus. Je schwieriger die Bestimmung wird, ein umso größeres Material muß verarbeitet werden. Die Abwachskurve hat auf jeden Fall sehr charakteristische Gestalt; sie steigt anfangs steil an und biegt dann allmählich zur Horizontalen um. Treten Abweichungen von diesem Typus auf, dann kann man sicher sein, bei der Bestimmung nach der Schuppe größere Fehler begangen zu haben.

In der Literatur begegnet man oft der Meinung, daß Abweichungen dieser Art durch verschiedenes Wachstum der Fische in aufeinander folgenden Jahren hervorgerufen würden, weil das Nahrungsangebot starken Schwankungen unterworfen sei. Das ist aber nach meinen Erfahrungen in unseren Seen jetzt noch nicht der Fall. Nahrung ist selbst in unseren besten Renkenseen bei der relativ geringen Volksdichte der vorkommenden Arten stets im Überfluß vorhanden und auch ihre Verteilung im Raume, ihre Greifbarkeit, ist so, daß die Fische jederzeit mehr als satt werden können. Die Frage ist eingehender von meinen Schülern Bohmann, Engländer, Froese usw. (1939) behandelt worden. Auf die Arbeit sei verwiesen.

Mehrfach habe ich ferner erwähnt, daß die Wachstumsformel uns noch ein Mittel in die Hand gibt, die Genauigkeit von Rückberechnungen zu be-

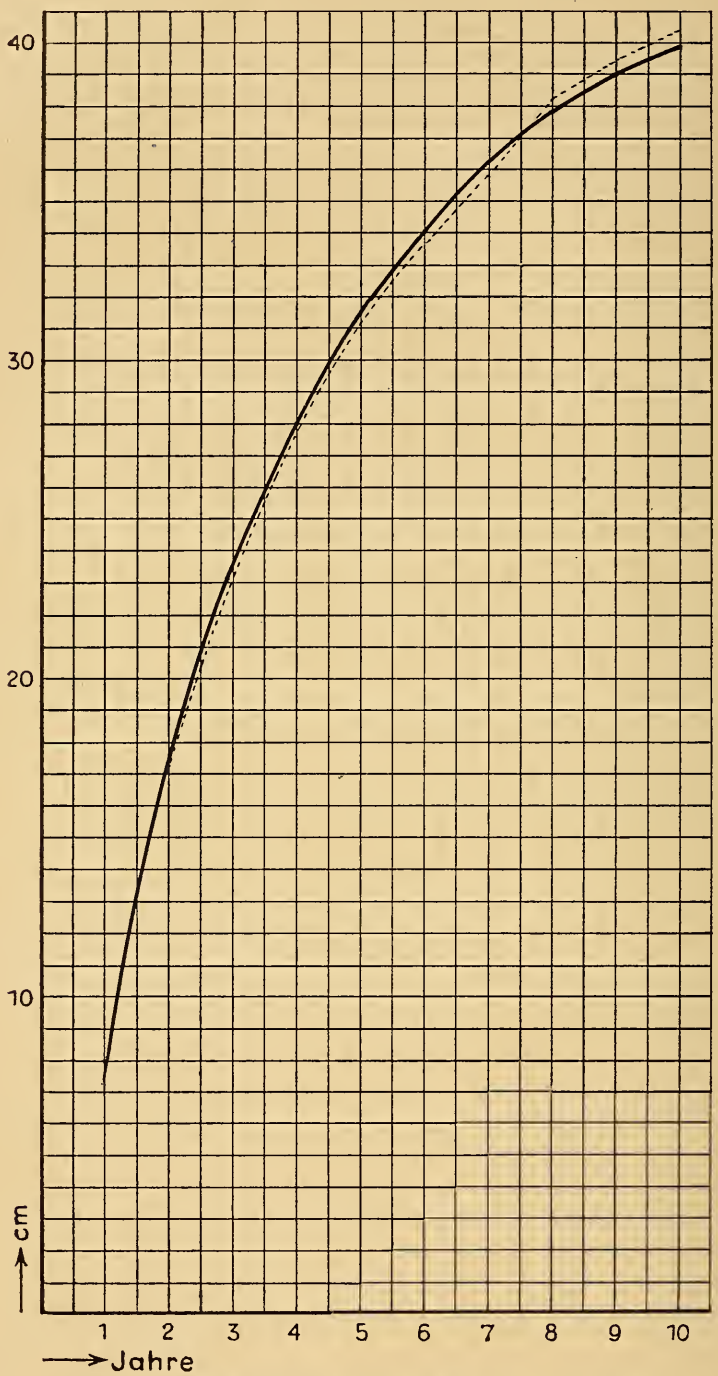


Abb. 1. — Wachstum des Gangfisches vom Tegernsee
——— berechnet nach der Wachstumsformel
..... gefunden nach Dahl-Lea.

urteilen. Die Formel geht, da m^{t-1} gegen 0 konvergiert, wenn $t = \infty$ wird, über in

$$l\infty = l_1 + \frac{l_2 - l_1}{1 - m}$$

Der auf diese Weise gefundene Wert stellt die mögliche Endgröße dar, d. h. die Länge, die das Volk im Mittel überhaupt erreichen kann. Deckt sich nun diese gut mit der Größe, die im Fang im Laufe langer Zeiträume als Maximum beobachtet wird, dann kann man sicher sein, die Schuppenbilder richtig gedeutet zu haben. In unserm Beispiel vom Tegernsee ist

$$l\infty = 9.27 + \frac{8.02}{0.24}$$
$$= 42.69$$

Die im Tegernsee gefangenen größten Exemplare des Gangfisches haben in der Tat immer zwischen 42 und 45 cm Körperlänge.

Die Erkenntnis der Natur der Unterbrechungsringe hat uns, wie mir scheinen will, in der Coregonenforschung sehr viel weiter gebracht. Während man früher allgemein die Neigung hatte, möglichst „gründlich" vorzugehen, d. h. jede auch noch so zart angedeutete dunkle Linie als Winterring zu zählen, das Alter der Fische also möglichst hoch anzuschlagen, wird man seit einiger Zeit kritischer. Man beachtet die Sekundärringe und kommt zu besseren Resultaten. Das alte Prinzip hat die Abwachstypen schlecht erkennen lassen, sie treten jetzt schon mitunter besser heraus und das wird vielleicht von großem Nutzen für die verworrene Systematik der Coregonen sein. Wie ich schon sagte, ist der Abwachs artspezifisch und als Merkmal ebenso wertvoll für die Bestimmung wie jedes andere körperliche. Man wird also unter Umständen gute Wachstumsbestimmungen zur Identifizierung der Species verwenden können.

Von skandinavischen, finnischen und russischen Forschern ist mehrfach der Versuch gemacht worden, Formen aus den von ihnen bearbeiteten Gebieten mit solchen der Voralpenseen zu synonymisieren. Zumeist hat man sich dabei auf die Zahl und Länge der Reusendornen auf den Kiemenbögen und einige andere körperliche Merkmale gestützt. Über den Erfolg kann man verschiedener Meinung sein. Sicher ist, daß richtig Beobachtetes darin enthalten ist, aber ebenso gewiß ist manches abwegig. Im Folgenden soll der Versuch, nordische Arten auf ihre Verwandtschaft und Stellung zu den voralpinen zu prüfen, daher nochmals wiederholt werden, jedoch jetzt unter besonderer Berücksichtigung der Wachstumsverhältnisse. Es soll, wie gesagt, ein Versuch sein. Vielleicht regt er zur Nachprüfung seitens der nordischen *Coregonus*-Forscher an.

b) Welche Coregonus-Arten leben in Norwegen?

Für Norwegen würde an sich genügend Beobachtungsmaterial in der schönen Arbeit von H. Huitfeldt-Kaas: Studier over Aldersforholde og Veksttyper hos norske Ferskvannsfisker, Oslo 1927 vorliegen, um die Frage des Vorkommens voralpiner oder norddeutscher Coregonen in diesem Lande entscheiden zu können. Darauf hinzielende Bemühungen führten aber eben

wegen der Sekundärringe nur zum Teil zum Erfolg. Huitfeldt-Kaas spricht von „normaltvoksende" und „langtsomvoksende" Sikstämmen. Zu den ersten scheint mir zunächst einmal der Blaufelchen zu gehören. Der durchschnittliche Abwachs stimmt bei einigen der beschriebenen Rassen mit dem im Voralpengebiet festgestellten überein u. die Photographien von ganzen Fischen und abgeschnittenen Köpfen lassen ebenfalls diesen Schluß zu. Nachfolgend seien einige von Huitfeldt-Kaas nach dem Dahl-Lea'schen Rückberechnungsverfahren gewonnene Abwachsreihen den von mir für den Bodensee und als Durchschnitt für das Alpengebiet errechneten gegenübergestellt:

Jahr:	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.	8. J.
Eina	9,67	20,83	30,83	34,67	36,67	38,80	39,33	
Saltbuvannet	9,50	23,30	31,83	36,17	39,67	41,83	42,83	
Espedalsvannet	9,50	19,50	28,00	34,50	38,50	42,00	44,50	48,50
Strandefjorden	11,00	22,67	29,00	33,83	36,50	38,17	39,00	
Blaufelchen:								
Bodensee	9,00	20,30	28,90	33,60	38,40	42,80	46,00	
Alpengebiet	10,00	20,30	28,10	32,80	37,00	40,40	43,60	45,60

Im Mjösen kommen nach Huitfeldt-Kaas möglicherweise 2 „Rassen" des Sik vor, die sich durch die Lage der Laichzeit (Oktober bezw. Dez. bis Jan.) unterscheiden, sonst aber kaum auseinander zu halten sind. Nach den gegebenen Bildern scheint es sich ebenfalls wenigstens teilweise um den Blaufelchen zu handeln, denn das Auge ist klein, die Schnauze zugespitzt, die Flossen und offenbar auch der Rücken sind dunkel gefärbt usw. Die zugehörigen Zahlenreihen kann man dagegen nicht ohne weiteres mit dem Blaufelchenwachstum in Einklang bringen: Huitfeldt-Kaas findet als Mittelwerte nach Dahl-Lea:

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
Seite 338	7,33	15,67	21,00	27,83	32,42	34,55	36,67
339	6,60	16,90	23,20	25,90	28,10	29,00	29,80
Tegernsee	9,27	17,29	23,39	28,02	31,54	34,21	36,25

Man könnte nach diesen Zahlenreihen zunächst an den Gangfisch denken, dessen Wachstum im Tegernsee ich beigefügt habe, wenn nicht einige Angaben bei Huitfeldt-Kaas zur Vorsicht mahnen würden. So können z. B. in seinen Tabellen S. 339 Fische von 34,5 cm Länge ebenso gut 6 als 12jährig sein, 9jährige Fische sind 32,5 bis 37,5 cm und 10jährige gar 32 bis 38 cm lang. Diese Streuung ist nach meinen Beobachtungen bei Renken aus Wildwassern viel zu groß. Nun gibt aber Huitfeldt-Kaas zwei sehr gute Aufnahmen von Sik-Schuppen aus dem Mjösen, die eine stammt von einem normal, die andere von einem langsam wachsenden Sik. Der erstere soll 6, der letztere 14 Jahre alt gewesen sein. Dieser Deutung vermag ich leider nicht beizustimmen. Dem Fisch seiner Fig. 13 gebe ich nur 4 Jahre. Das innerste Feld, das Huitfeldt-Kaas für das erste Jahr hält,

zählt nach meiner Ansicht nicht voll, erst der zweite Ring schließt das 1. Jahr ab. Der 3. Ring, der nur teilweise durchgeht, ist Unterbrechungsring, der vierte gehört dem zweiten und der fünfte dem 3. Winter an. Seine Fig. 14 zeigt ein ähnliches Wachstum an und gehört nach meinem Dafürhalten zu einem 5-sömmerigen Sik. In beiden Fällen sind also aus den innersten Zonen der Schuppe, die der ersten Anlage und dem ersten Sommer entsprechen, zwei Jahre gemacht worden. Nach dem Dahl-Lea'schen Verfahren und meiner Deutung würde sich an der Hand der Bilder für die beiden Sik folgendes Wachstum ergeben: (Taf. 1 Fig. 1, 2)

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.
Fig. 1. (Abb. 13 H. K.)	8,2	19,0	26,2	34,0	
Fig. 2. (Abb. 14 H. K.)	8,4	18,7	27,2	32,8	37,5
im Mittel	8,3	18,85	26,70	33,40	37,50

d. h. wieder die für den Blaufelchen charakteristische Wachstumsgeschwindigkeit und damit der Fisch, den man nach mitteleuropäischen Verhältnissen für den großen (362 km²) und tiefen (443 m) See unbedingt fordern müßte.

Selbsverständlich kann man das Wachstum ganzer Stämme nach zwei einzelnen Schuppenbildern nicht sicher beurteilen und es ließe sich außerdem im vorliegenden Falle geltend machen: die norwegischen Seen lägen auf viel höherer geographischer Breite, hätten ein anderes Klima und das bei den Sikstämmen in Erscheinung tretende Wachstum könnte wohl zufällig mit dem der Voralpencoregonen übereinstimmen, aber auf einem gänzlich anderen Wachstumspotential beruhen. Artgleichheit brauche deshalb nicht vorhanden zu sein. Dem letzten Einwand läßt sich jedoch vielleicht die Spitze abbiegen.

Huitfeldt-Kaas gibt aus einigen Seen das Wachstum für den Lagesild, d. h. die kleine Maräne (*C. albula* L.) an, z. B.

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.
Sittensjöen	11,50	19,25	21,75	23,00	23,75

Das ist durchaus das übliche Wachstum der kleinen Maräne in norddeutschen und voralpinen Seen, denn es fanden

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.
Willer:						
Mauersee	11,8	19,7	21,6	23,4	24,8	29,5
Wagler:						
Mauersee	10,7	18,3	20,4			
Löwentinsee	10,1	18,0	22,4	27,4		
Schaalsee	11,0	18,0	19,8			
Tachensee	11,0	18,1	21,6	23,5		

Die Reihe für den Lagesild des Mjösen fällt zwar bei Huitfeldt-Kaas etwas aus dem Rahmen heraus, aber es läßt sich wieder an der Hand einer Photographie die gleiche Korrektur anbringen. Huitfeldt-Kaas

hält den Lagesild zu seiner Abbildung 15 (Taf. 1 Fig. 3) für 5-sömmerig, während ich ihm nur vier Sommer geben möchte. Nach meiner Ansicht zählt wieder das innerste Feld nicht. Vereinigt man darnach in der von Huitfeldt-Kaas gegebenen Reihe die beiden ersten Jahre, dann erzielt man sofort wieder mit den vorstehenden Reihen die Übereinstimmung, es wird nämlich:

1. J.	2. J.	3. J.	
11,75	18,25	20,25	usw.

Die große Ähnlichkeit des Wachstums bei den sicher zu einer Art gehörenden Stämmen der kleinen Maräne Norwegens und Nordeutschlands läßt auf Ähnlichkeit der Temperaturführung in den Wohnschichten schließen und macht damit die Gleichheit des Wachstums auch bei den anderen Coregonusarten verständlich.

Der Blaufelchen, *C. wartmanni* Bloch, vielleicht in der *generosus*-Form, scheint also in norwegischen Seen vorhanden zu sein, wenigstens nach dem Abwachs zu urteilen. Aus den Photos bei Huitfeldt-Kaas kann man dazu noch einige charakteristische körperliche Merkmale entnehmen, nämlich das kleine Auge, die zugespitzte Schnauze mit dem endständigen Maul und die anscheinend sehr dunkle Färbung der Brustflossen. Zum Blaufelchen passen ferner auch die Notizen über den Reifeeintritt, Huitfeldt-Kaas schreibt: „Allerede ved tidligere undersökelser, bygget også på annet materiale enn det her publiserte, har jeg funnet at Mjös-sikens Lågensstamme normalt bgynner sin gytning 5 somre gammel og at en mindre del — vesentlig hanfisk — blir gyteferdig allerede som 4-somringer. Likedan synes forholdet å vaere hos en rekke andre stammer som f. eks. Krøderens grunnsik Hurdalssjøens „storesik" og Vråvannets, Strandefjordens, Langsjøens og Nordresjøs stammer. Sodan tror jeg forholdene er i de fleste av våre vann — ialfall på lavlandet." Das heißt dem Sinn nach: „Schon bei früheren Untersuchungen an anderem Material habe ich gefunden, daß der Mjösen-Sik normal fünfsömmrig reif wird und daß ein kleiner Teil, im wesentlichen Männchen, schon viersömmrig reif wird. Es scheint, daß dieses Verhalten bei einer Reihe anderer Stämme, zum Beispiel Krøderens-Bodensik, Hurdalssjöens Storesik und Vråvannets, Strandefjordens, Langsjøens und Nordresjø Stämmen zutrifft, und glaube ich, bei den meisten Seen das Übliche ist, wenigstens in Lappland.

Sehen wir uns einmal die Tabellen bei Huitfeldt-Kaas auf die fünfsömmrigen an. Es haben die genannten Formen im fünften Winter:

Krøderen „grunnsik"	Dez. 1914	27 — 33	cm
Hurdalssjøen „store sik"	Dez. 1912	28,5— 35,5	cm
Vråvannet	Nov. 1912	25 — 36	cm
Strandefjorden	Okt. 1915	34 — 37	cm
Langsjøen	Sept. 1913	22 — 31	cm
Nordresjøen	Dez. 1912	29 — 34	cm

Mjøsen, mittre parti	Sommer	1908	26,5— 36,5 cm
Langen	Okt.	1908	31 — 36,5 cm
Vormen	Jan.	1925	30 — 32,5 cm

Das ist allerwärts (von Langsjøen vielleicht abgesehen) die Größengruppe, die auch bei uns erstmalig zum Laichen schreitet und beim Blaufelchen in der Hauptsache dem viersömmrigen entspricht. Vereinzelt soll die Reife auch ein Jahr früher eintreten, das würden demnach die dreisömmerigen sein. In Frage kommen könnten allerdings auch große Maränen von drei bezw. zwei Jahren. Huitfeldt-Kaas spricht verschiedentlich (s. die vorstehende Tabelle) von „grunnsik".

Ob der Sandfelchen in der *maraena*-Form in Norwegen vorkommt, ist darnach nicht ganz sicher zu beurteilen, man kann es aber nach einzelnen Bildern und Wachstumsreihen erwarten. Der kleine See Haugatjernet von nur 0,15 qkm Areal hat eine Sikform mit sehr stumpfer Schnauze und bei vierjährigen Stücken recht breitem Körper. Das von Huitfeldt-Kaas berechnete Wachstum ist:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
8,75	21,63	32,08	37,40	42,73	46,98	49,75

Das ist für den Blaufelchen etwas zu schnell, paßt aber vorzüglich zu dem von mir errechneten Mittel für den Voralpensandfelchen:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
12,4	24,8	29,8	38,8	43,8	46,4	50,0

Das von Huitfeldt-Kaas gegebene Schuppenbild spreche ich ebenfalls als siebenjährig an und würde nach Dahl-Lea ergeben:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
10,8	22,7	32,5	38,4	43,2	48,0	50,4

Der Sandfelchen und ebenso die große Maräne werden im allgemeinen schon mit sieben Jahren 50 cm lang, während der Blaufelchen diese Größe erst mit dem zehnten Jahre erreicht.

Interessanter Weise kommt nun im Hurdalssjø neben dem „store sik" noch eine kleinwüchsige Form, der „Siksild" vor. Sein Wachstum wird von Huitfeldt-Kaas durch folgende nach Dahl-Lea gewonnene Reihe gekennzeichnet:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
10,33	16,00	18,17	19,83	21,17	23,17	25,50

Eine darnach konstruierte Kurve ist jedoch meines Erachtens nicht gut möglich. Sie müßte ja, wie schon erwähnt wurde, wenigstens einigermaßen einem Gesetze gehorchen und die regelmäßige Abnahme des jährlichen Zuwachses erkennen lassen. Davon kann aber keine Rede sein (Abb. 2). Die Berechnung des Abwachses direkt nach dem Fang (Tabelle 83, die die Länge und das Alter von nicht weniger als 327 Fischen angibt) liefert —

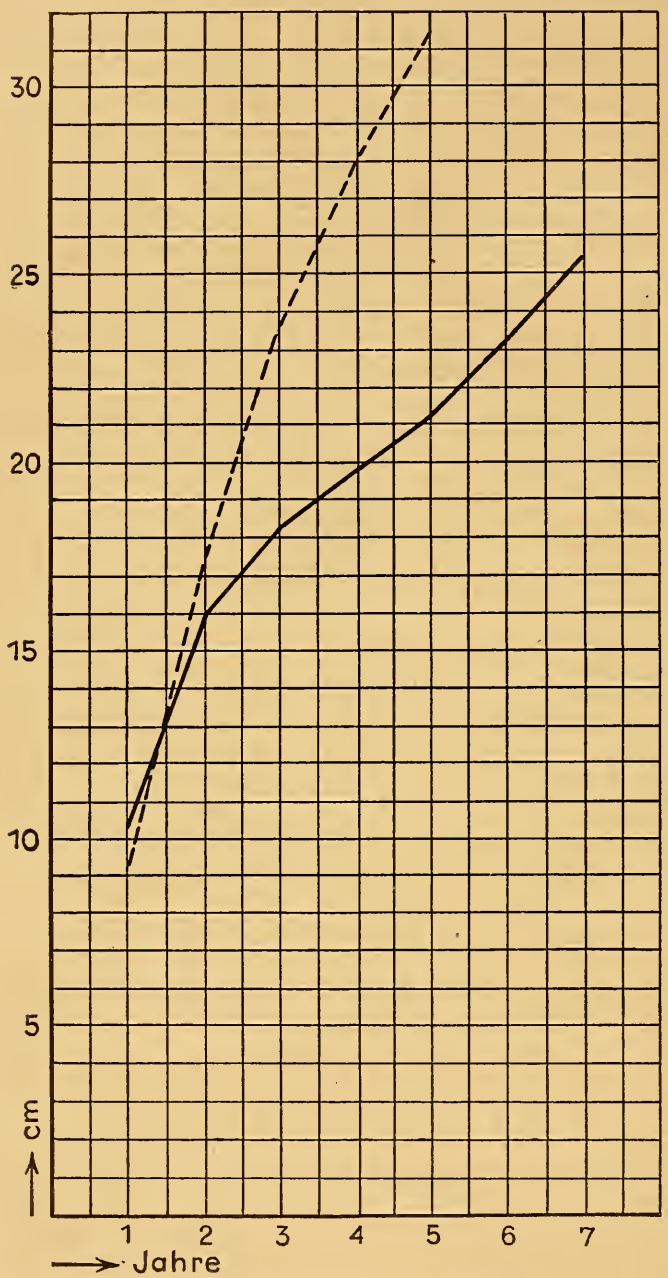


Abb. 2. — Graphische Darstellung des Wachstums
——— vom Sik-sild des Hurdalssjö
····· vom Gangfisch des Tegernsees.

offenbar aus dem gleichen Grunde — auch kein besseres Resultat. Wahrscheinlich sind wieder accessorische Ringe bei vielen Exemplaren vorhanden und beeinträchtigen das Ergebnis. Trotz alledem scheint mir aber der Gangfisch im Hurdalsjö vorhanden zu sein; denn im allgemeinen greifen die Fischer ihre Bezeichnungen nicht völlig aus der Luft und wenn sie die kleinwüchsige Rasse als Sik-sild dem Stor sik gegenüberstellen, ist anzunehmen, daß tatsächlich zwei verschiedene Arten sich hinter den Namen verbergen. Einen Fingerzeig erhält man durch eine Angabe über den Reifeeintritt: „Meget tidligere med hensyn til gytningens inntreden er Hurdalssjøens lille sikform, siksilden. Den begynner normalt syn gytning 3 somre gammel og undtagelsesvis allerede 2-somring Jakttagelsene er her sikre da jeg selv har insamlet skjellmaterialet." Das heißt frei übersetzt: „Viel früher wird Hurdalsjøens kleine Sik-Form geschlechtsreif, sie beginnt normalerweise ihre Reife im Alter von drei Sommern und ausnahmsweise schon zweisömmrig. Die Mitteilung ist sicher, da ich selbst das Schuppenmaterial eingesammelt habe." Das ist das charakteristische Verhalten des Gangfisches! Die Photographien zeigen

außerdem spitze Schnauze und ein recht großes Auge, also wiederum Gangfischmerkmale. Vielleicht kommt diese Art doch in Norwegen vor und wird vielerorts nur nicht scharf von den übrigen Arten abgetrennt. In Bayern hat man dies ja auch erst in den letzten Jahren gelernt. Annehmen sollte man den Gangfisch für Norwegen, denn er kommt, um vorauszunehmen, wahrscheinlich auch in Finnland vor.

c) Gehören Gangfisch und Kilch der Fauna Finnlands an?

Was den vierten der Voralpencoregonen, den **Kilch**, betrifft, so sind leider seine Spuren bei Huitfeldt-Kaas nicht aufzufinden, wohl aber könnte er in Finnland vorhanden sein. Für die Coregonenforschung in diesem Lande liefert das reichste und wichtigste Material die Bearbeitung von T. H. Järvi (1928), über die Arten und Formen der Coregonen s. str. in Finnland. Aus den dort gegebenen zahlreichen Bildern, Tabellen und Beschreibungen geht zunächst einmal, wenn auch über die Ernährungsweise nichts gesagt ist, einwandfrei hervor, daß unter den aufgefundenen und behandelten Sikstämmen zwei verschiedene Typen sich finden, die wir mitteleuropäischem Brauche entsprechend als Boden- und Schwebrenken (*balleus* bezw. *dispersus*-Typus) bezeichnen können. Zu den ersteren gehören in der Hauptsache die von Järvi als *Coregonus holsatus* und *fera* geführten Stamme, während die letzteren die Arten *wartmanni*, *generosus* und *„macrophthalmus“* umfassen. Die Schnepelformen des finnischen und bottnischen Meerbusens werden der Species *Coregonus lavaretus* L. zugewiesen.

Die *C. holsatus*-Formen entsprechen vielleicht wieder unserem Sandfelchen bezw. dessen norddeutscher *maraena*-Form, da sie stark abgestutzten Oberkiefer und unterständiges Maul, mittellange und -dichte Kiemenfilter haben (Dornenzahl auf dem 1. Bogen 20-30), „ziemlich mager“ sind, d. h. trockenes, festes Fleisch wie unser Sandfelchen haben und an seichten Stellen in 3 bis 4 m Tiefe laichen. Dieses Vorkommen ist nicht auffällig, weil die große Maräne in Norddeutschland und wahrscheinlich in Skandinavien allgemein verbreitet ist, wesentlich überraschender im Hinblick auf die deutsche Fauna ist dagegen das, was Järvi über die Flußmaräne *Coregonus fera inarensis* zu berichten weiß. Die Unterart hat sehr stumpfe und hohe Schnauze, stark unterständiges Maul bei kurzen und breiten Maxillen, sehr großes Auge und sehr weite, kurze Kiemenfilter. Die Zahnzahl bewegt sich auf dem 1. Bogen zwischen 18 und 25! Das Fleisch ist „fett“.[1]) Der Fisch steigt Ende des Sommers in die in den Enare einmündenden Flüsse auf, wo das Laichgeschäft bereits Mitte September, also lange vor den anderen Arten, stattfindet. Es fehlt in dieser Beschreibung nur noch die Bemerkung, daß die Flußmaräne vorwiegend Bodennahrung und zwar hauptsächlich

[1]) F. A. Smitt (1886 S. 249) spricht übrigens auch von einem „Fetsik“ (Bottensik), der senkrecht abgestutzte Nase und sehr niedrige Reusenzahl (20—24 Dornen auf dem 1. Bogen hat und neben anderen Sik vielfach in schwedischen Gewässern auftritt. Leider kann man, da Abwachszahlen fehlen, nicht nachkontrollieren, ob es sich dabei wirklich um den Kilch handelt. Zu vermuten ist es aber.

Pisidien und andere Mollusken aufnimmt und dann könnte sie auch für unsern Kilch zutreffen.

Vergleicht man die Kopfbilder bei Järvi 1928 (Taf. 4 Fig. 19 und 20) mit den von mir gegebenen (Wagler 1933 Taf. 1 Abb. 2) (siehe Taf. 2 Fig. 4 u. 5), ferner die Totalbilder (Järvi Taf. 7 Abb. 34 und Wagler Taf. 2 Fig. 7), dann wird einem die verblüffende Ähnlichkeit der Flußmaräne mit dem Kilch auffallen. Ebenso stimmen die Kiemenkörbe (Järvi Taf. 10 Abb. 45—49 und Wagler Taf. 1 Fig. 4 und Taf. 2 Abb. 10, 11) völlig überein (Vergl. Taf. 3 Fig. 6 u. 7). Die Zahl der Dornen auf dem 1. Kiemenbogen ist bei beiden Fischen im Mittelwert und in den Extremen die gleiche. Dazu kommt ferner die Bemerkung über den Fettgehalt. Ich schrieb 1933: „Das Fleisch des Kilches ist zarter als das der anderen Bodenseecoregonen und hat nach Scheffelt (1925) hohen Fettgehalt. Siebold (1858) meint, es sei von einem feinen Öl getränkt." Gerade auf dem hohen Fettgehalt beruht ja die besondere Eignung des Kilches für die Räucherung (Boden-, Ammer- und Chiemsee). Weiter muß die Laichgewohnheit besonders beachtet werden. Die Flußmaräne des Enare laicht sehr früh, noch vor allen anderen Coregonen. Genau so verhält sich aber auch der Kilch. Er schreitet im Boden- und Thuner See im September bis Oktober, im Ammersee dagegen bereits im Juli zur Fortpflanzung. Die Flußmaräne steigt im Enare Ende des Sommers auf und der Kilch des Bodensees hat nach den übereinstimmenden Berichten verschiedener Autoren (s. Nümann 1940) ebenfalls seinen höchsten Stand und die größte Annäherung an das Ufer Ende des Sommers, während er die übrigen Monate des Jahres in größeren Tiefen, meist in mehr als 40 m, steht.

Auffällig in der Beschreibung der *fera inarensis* könnte nur erscheinen, daß sie zum Laich in strömendes Wasser zieht, doch kann man vielleicht hier darauf hinweisen, daß das Aufsuchen von Fließwasser in der Laichzeit bei allen Renkenarten vorkommt, z. B. beim Blaufelchen des Attersees, Gangfisch des Bodensees, Sandfelchen des Traunsees usw.

Zu alledem kommt aber endlich noch die Gleichheit des Abwachses. Die Flußmaräne des Enare und die ihr entsprechende „Reeska" des Muddusjärvi sind kleinwüchsig. Ich habe mir die Mühe gemacht, aus den gesamten von Järvi gegebenen, nach dem Rückberechnungsverfahren gewonnenen Zahlenreihen den Mittelwert für die Altersklassen zu berechnen und habe folgendes erhalten.

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.	8. J.	9. J.	10. J
Flußmaräne	4,0	9,0	14,7	20,6	26,7	31,6	34,1	38,2	39,8	41,1
Reeska	6,2	11,7	13,7							
Insgesamt	4,4	9,6	14,6	20,6	26,7	31,6	34,1	38,2	39,8	41,1

Das stimmt zwar nicht sofort zu den von mir für das Kilchwachstum gefundenen Zahlen, denn es hatte der Kilch:

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
Ammersee	10,3	16,7	19,9				
Bodensee	9,3	16,7	22,0	26,2	29,4	31,8	35,5
Thuner See	8,4	16,8	21,8	23,9	28,3		
Mittelwert	9,5	16,7	21,2	25,9	29,4	31,8	35,5

aber es muß folgendes dabei bedacht werden.

Der Enare See (nach Halbfaß 1922 1421 qkm, Inseln 191 qkm, maximale Tiefe über 80 m) liegt unter 69° N. in Lappland, während Boden- und Thuner See auf 46—48 N., also reichlich 20° südlicher liegen. Wenn nun auch die Voralpenseen wesentlich höher gelegen sind (Bodensee 395, Ammersee 534 und Thuner See 560 m ü. M. so wird doch dadurch der Unterschied in der Breite nicht ausgeglichen. Der Winter an dem lappländischen See dürfte länger als an den Voralpenseen sein, trotz alledem dürfte aber der Kilch im See unter ähnlichem Klima leben wie die Reeska und Flußmaräne in den finnischen Gewässern. Der Kilch hält sich ja von einer kurzen Zeitspanne in und vor der Laichzeit abgesehen immer in größeren Tiefen auf und wird da kaum Temperaturen finden, die viel über 4° ansteigen. Der Enare ist trotz seiner Lage innerhalb des Polarkreises ein temperierter See und wird in den tiefen Schichten vermutlich Temperatur-Grade um 4° haben, also der Flußmaräne ähnliche Lebensbedingungen bieten wie der Bodensee dem Kilch. Die Wärmeführung kann deshalb kaum für die großen Unterschiede im Wachstum des Kilches und der Flußmaräne nach den oben gegebenen Zahlen maßgebend sein. Die Differenzen müssen andere Ursachen haben.

Die Flußmaräne laicht, wie erwähnt, im September. Nimmt man nun für die Entwicklung als Mittelzahl ca 350 Tagesgrade an (s. Wagler 1933) so werden die Jungfische bei 4° Umgebungstemperatur spätestens Ende Dezember geschlüpft sein. Sie geraten damit mit ihrem ersten Freileben mitten in die Wintermonate hinein und werden die ersten Schuppen noch vor Eintritt des Sommers anlegen. Die ersten Ringe werden also eng stehen und das innerste Feld daher dunkel erscheinen lassen. Mit Eintritt des Sommers werden die Ringe weiter gestellt, die Schuppe wird in der Durchsicht heller, bis der frühe Winter wieder eine dunkle Zone anlegen läßt und damit das erste Jahr abschließt. Järvi hat nun wohl überall oder doch zumeist bei seinen damaligen Bestimmungen die erste dunkle Zone der Wintermonate als ganzes Jahr gezählt. Beweisend dafür sind die Photographien 74—77 und vor allem 83 und 84 in seiner Arbeit (Fig. 8). Läßt man jetzt in den Reihen die ersten Zahlen weg und nimmt das 2. Jahr als das 1., das 3. Jahr als das 2. und so fort, dann ergibt sich die größtmögliche Übereinstimmung. Es wird

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
Flußmaräne	9,6	14,6	20,6	26,7	31,6	34,1	38,2
Kilch	9,5	16,7	21,2	25,9	29,4	31,8	35,5

Die Reihe bedarf allerdings noch einer Berichtigung. Järvi hat wie auch in seinen späteren Arbeiten „die Länge des betreffenden Individuums von der Schnauze bis zum inneren Winkel der Schwanzflosse, d. h. bis zum Ende der kürzesten Flossenstrahlen, bestimmt", während ich stets bis zur Projektion des längsten Strahles auf die Mittellinie gemessen habe. Will man Järvi's Zahlen mit meinen vergleichen, so müssen die ersteren um etwa 7% erhöht werden. Man würde dann erhalten:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
10,3	15.7	22,2	28,8	33,9	36,6	41,0

Nach meiner Ansicht könnte die Flußmaräne oder Reeska, *C. fera inarensis* Järvi identisch mit dem Kilch *C. acronius* v. Rapp der Voralpenseen sein. Dann taucht aber sofort die Frage auf, ob nicht auch die zweite der in Norddeutschland fehlenden Voralpenrenkenarten in Finnland ihre Parallele hat. Die Entscheidung ist wieder nicht ganz einfach zu fällen, weil offenbar mehrfach Durchmischungen und Verwechslungen mit anderen Arten vorgekommen sind. Daß *Coregonus generosus*, den ich mit *wartmanni* vereinigt habe, in Nordeuropa zu Hause ist, erscheint beinahe selbstverständlich, da neuerdings die Peipusmaräne mit der Edelmaräne identifiziert wird. Järvi kennt aber noch andere Schwebrenken, die er sogar alpinen Arten einordnet. Wir treffen folgende Benennungen:

	Reusendornen auf dem 1. Bogen:
C. wartmanni, Murokas-Maräne	32—44
C. wartmanni f. borealis, Riika-Maräne	29—38
C. macrophthalmus, kleine Binnenseemaräne	40—46
C. generosus f. aspia Smitt große Binnenseemaräne	41--61

Nach der Reusenbedornung lassen sich jetzt zwei Gruppen unterscheiden, deren erste 29—44 und deren zweite 40 – 61 Zähne auf dem 1. Kiemenbogen hat. Die erste könnte bei flüchtigem Zusehen mit den *wartmanni*-Formen des Alpengebietes, die zweite mit *macrophthalmus* Nüßlin in Beziehung gebracht werden. Weitere Erklärung könnte der Vergleich des Wachstums erbringen, wird aber durch die bei der Altersbestimmung auftretenden Schwierigkeiten und die daraus sich ergebende verschiedene Auffassung über das Alter der Fische verhindert. Indessen kann man mit Hilfe einiger weniger, für die Systematik zunächst nebensächlich erscheinender Bemerkungen über die Fische doch noch der Frage näher kommen.

Der von Järvi als *macrophthalmus* bezeichnete Sik des Kaartjärvi (62° N. im großen Seengebiet) hat sehr niedrige Schnauze d. h. zugespitzten Kopf und außerdem sehr großes Auge. Der Kiemenkorb, mit im Mittel 42,5 (40—46) sehr langen Zähnen auf dem 1. Bogen ist nach der Photographie (Järvi Abb. 61) durchaus gangfischähnlich. Aus den von Järvi auf S. 222 mitgeteilten Alters- und Wachstumsbestimmungen kann man folgende Mittelwerte für die Altersklassen berechnen:

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.	8. J
Kaartjärvi	7,78	17,31	21,67	23,51	25,20	27,10	29,00	30,5
Bodensee	8,1	17,1	22,6	26,8	29,9	31,1		
oder wieder angeglichen Kaartjärvi	8,4	18,6	23,3	25,3	27,1	29,1	31,2	32,8

Sie stimmen, wie das Gegenbeispiel des Bodensees beweist, in den ersten drei Jahren nahezu vollständig mit den für den Voralpengangfisch errechneten überein. Die Differenz in den höheren Altersklassen ist vielleicht auf das sehr geringe Material älterer Fische, das Järvi zur Verfügung stand, zurückzuführen oder möglicherweise auf die mehr nördliche Lage des Kaartjärvi, was ich aber in Anbetracht der Lebensweise des Gangfisches nicht recht glauben möchte. Immerhin der Sik des Kaartjärvi könnte mit *macrophthalmus* des Alpengebietes identisch sein.

Ebenfalls im großen Seengebiet und unter 62° N. liegt der Leppävesi. Er beherbergt zwei Schwebrenken neben einander, die Järvi als große und kleine Binnenseemaräne bezeichnet und von den Fischern „Siika", „große Maräne" und „Murokas"-Maräne genannt werden. Die letztere hat großes Auge und im Mittel 35,6 (32—41) Reusendornen auf dem 1. Bogen, steigt zum Laichen in sehr seichtes, nur 0,75 bis 1 m tiefes Wasser, hauptsächlich auf „Grus- und Steinufer" auf, während erstere kleines Auge, im Mittel 45,8 (41—51) Dornen auf dem 1. Bogen hat und zum Laichen in tiefes (6—9 m), strömendes Wasser geht.

Wenn nun auch Järvi wegen der Reusendornenzahl „vorläufig" die große Form in die Art *generosus* als *f. aspia* und die kleine in die Species *wartmanni*, also nach unserer Anschauung in die gleiche systematische Einheit eingliedert, so könnte man doch an Blaufelchen und Gangfisch denken, denn die großäugige, angeblich kleinwüchsige Form ist Uferlaicher und die kleinäugige und frohwüchsige laicht im tiefen Wasser. Ferner ist eine weitere Parallele zwischen Norden und Alpengebiet insofern vorhanden, als die kleine Art früher, die große später zur Fortpflanzung schreitet.

Järvi bezeichnet die *wartmanni*-Form (Murokasmaräne) als kleinwüchsig, weil ihm von den Fischern nur kleinere, bis 35 cm lange Stücke angeliefert wurden, und die *generosus*-Form als großwüchsig, weil diese bis 51 cm lang waren und auch noch in ihren kleinsten Stücken die Murokas übertrafen. Nun wird aber die Fanggröße außer durch die Wüchsigkeit noch durch die Weite der angewandten Netze und durch die Fangintensität bestimmt. Man kann in unserm Fall höchstens von großen und kleinen Fischen, nicht aber von groß- und kleinwüchsigen Formen sprechen, denn das von Järvi mitgeteilte Zahlenmaterial für das Wachstum läßt eine ganz andere Beurteilung zu. Als Mittelwerte für die Altersklassen berechnete ich aus ihm folgende:

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.	8. J.
wartmanni	7,02	13,10	17,38	20,22	25,37	28,90	33,50	—
generosus aspia	6,16	11,93	16,64	20,78	24,79	28,95	32,88	36,42

	9. J.	10. J.	11. J.	12. J.	13. J.	14. J.	15. J.
wartmanni	—	—	—	—	—	—	—
generosus aspia	39,35	41,82	44,12	46,01	47,08	48,92	51,00

Die beiden Wachstumsreihen sind in ihren Werten für das erste bis sechste Jahr sehr ähnlich, so daß die *generosus*-Reihe vom siebenten Jahr ab als Fortsetzung der *wartmanni*-Reihe gelten könnte. Beide Fischarten sind darnach etwa gleichwüchsig. Wenn Järvi sie nach den Reusendornen trennt und wenn sogar die Fischer sie verschieden benennen, so muß das seine guten Gründe haben, und man müßte verschiedenes Wachstum erwarten. Sollte nicht doch vielleicht Järvi bei der Altersbestimmung sich geirrt haben? Die von *wartmanni* auf Taf. 5 Fig. 10 abgebildete Schuppe ist zwar sehr klar, so daß man tatsächlich mit dem angegebenen Abwachs rechnen muß, die beiden Abbildungen der *generosus aspia*-Schuppen sind dagegen sehr problematisch (vergl. Taf. 5 Fig. 11.). Sie enthalten nach meiner Ansicht mehrere Unterbrechungsringe. Das Ablesen des Alters ist sehr schwierig und die endgültige Entscheidung würde das vergleichende Studium eines viel größeren Materials erfordern. So viel glaube ich aber doch sagen zu können, daß die beiden Fische bestimmt nicht 13 bzw. 15-jährig, sondern wesentlich jünger sind. Leider kommt man hier an der Hand der Arbeit Järvi's nicht weiter, aber es bleibt für uns die wichtige Tatsache bestehen, daß auch in finnischen Gewässern zwei Schwebrenken nebeneinander vorkommen können, von denen die eine kleinäugig ist und im tiefen Wasser, die andere großäugig ist und im flachen Wasser laicht. Die letztere mit *wartmanni* zu bezeichnen halte ich nicht für angängig.

Der Name *C. generosus aspia* wird von Järvi außerdem für drei andere Populationen verwendet für die Sikformen des Näsijärvi (Murole), Koitere und Pyhäjärvi. Alle drei haben dichte und lange Reusenbedornung, auf dem 1. Bogen:

Näsijärvi	48,7	(43—56)
Koitere (nur 3 Exemplare)	56,3	(54—58)
Pyhäjärvi	49,5	(39—61)

Von diesen Zahlen fallen die für das Pyhäjärvi-Volk auf. Im allgemeinen umfaßt das Variationsband für die Zahl der Reusendornen höchstens 10—15 Stufen. So fand ich im Voralpengebiet an größerem Material:

Zahl der Reusendornen auf dem 1. Kiemenbogen

a) Blaufelchen

	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
Bodensee											10	17	26	30	27	22	15	4	2	2
Mondsee					2	5	15	19	28	20	10	5	2	1						
Alpsee	1	—	2	2	6	19	23	11	19	7	—	—	1	—	1					

b) Gangfisch

	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
Bodensee							1	2	4	4	13	12	16	21	30	19	22	8	2	2	1
Tegernsee			1	—	2	4	12	21	27	13	15	2	3								
Faakersee										1	2	14	20	22	24	13	2	1	2		
Weißensee	2	1	3	4	12	4	9	8	10	5	1										

c) Sandfelchen

	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
Bodensee		1	2	3	4	10	8	6	6	3	—	—	—	—	1
Untersee	1	2	10	23	29	33	21	9	6	6	3	2	2	3	

d) Kilch

	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Bodensee	1	1	8	8	18	27	21	17	3	1
Thunersee		1	1	5	4	10	20	12	4	3

Das Variationsband für die Reusendornen des Pyhäjärvi-Sik erstreckt sich dagegen über nicht weniger als 23 und bei einem umfangreicheren, in späteren Jahren gesammelten Material sogar über 28 Stufen. Die beiden Reihen sehen folgendermaßen aus

	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51
I. 1925—1926			2	—	3	12	3	10	13	12	21	27	12	12	15
II. 1924—1939	1	3	11	14	22	29	23	29	26	27	50	55	75	75	76

	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64
I.	21	11	11	9	5	1	6	4	3	1			
II.	83	76	84	76	66	57	53	41	25	22	16	12	8

Bei einheitlichem Material ergibt sich, wie man aus den oben stehenden Reihen erkennen kann, immer ein sehr deutlicher Gipfel in der Kurve und ein gleichmäßiger Abfall nach beiden Seiten. Im Pyhäjärvi-Material ist dies nicht der Fall. Es liegt deshalb der Verdacht nahe, daß in ihm mindestens zwei verschiedene Arten enthalten sind, deren Variationsbänder sich weit überschneiden.

Leider fehlen wieder Angaben über Körperproportionen und biologische Beobachtungen. Man findet lediglich die Bemerkung, daß im Koitere die Fische im Ausfluß „an der ersten Strömungsstelle" gefangen wurden. Nur für das Wachstum wird ein sehr reiches Zahlenmaterial beigefügt, aus dem man folgende Mittelzahlen für die Altersklassen herausrechnen kann:

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.	8. J.
Näsijärvi	6,03	13,05	18,98	23,80	28,01	31,28	34,02	37,22
Koitere	4,50	11,56	18,33	26,66	32,93	37,00	37,80	40,50
Pyhäjärvi	8,12	17,08	22,95	26,36	29,23	37,10	44,00	

Diese Mittelwerte stimmen zwar in den ersten Jahren recht wenig zusammen, kommen aber dann teilweise einander sehr nahe und werden

dabei durchaus gangfischähnlich. Trotzdem ist mit der Identifizierung zunächst noch Vorsicht geboten, weil in dem Material sich Reihen befinden, die eine sehr verschiedene Wachstumsgeschwindigkeit offenbaren. So steht z. B. der einzige siebenjährige Fisch mit durchaus edelmaränen-artigem Wachstum:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
8,8	22,9	32,7	38,8	41,0	42,8	44,0

anderen gegenüber, die viel langsamer wachsen und eher an den Gangfisch denken lassen:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.
5,1	14,4	18,4	22,2	25,0

Solch starke Differenzen kommen nach meinen langjährigen Beobachtungen wiederum in reinen Völkern nicht vor. Es scheinen auch hiernach im Pyhäjärvi zwei Schwebrenken mit dichten Kiemenfiltern zu sein, eine kleinwüchsige, gangfischähnliche und eine frohwüchsige, blaufelchenartige.

Erfreulicherweise hat nun Järvi den Pyhäjärvi noch genauer untersucht. Die neue 1940 veröffentlichte Schrift bringt gegenüber früher einen großen Fortschritt und trägt meines Erachtens damit viel zur Lösung der angeschnittenen Frage bei. Järvi schenkt nämlich jetzt den „Unterbrechungsringen" oder „Scheinzuwachsgrenzen" größere Beachtung. Seine Altersbestimmungen werden dadurch grundlegend geändert und meinen aus dem Voralpengebiet und aus Norddeutschland direkt vergleichbar. Während Järvi in seiner ersten Schrift den zu der Schuppe der Fig. 8 gehörigen Fisch noch für siebenjährig erklärt, während ich ihm nur sechs Jahre zu geben geneigt bin, weil ich die erste dichtringige Zone zusammen mit der darauf folgenden weitringigen für das erste Lebensjahr halte, urteilt Järvi nunmehr ebenso. Beweis dafür sind neben vielen anderen seine Abbildungen 35 und 36 der Pyhäjärvi-Arbeit (Fig. 9). Auch da ist wohl die erste Zuwachsfläche aus zwei verschieden hellen Feldern zusammengesetzt, aber beide werden nur als ein Jahr und nicht wie früher als zwei gezählt. Die beiden Schuppen sind im übrigen auch deshalb bemerkenswert, weil der zweite bzw. zweite und dritte Sommer Unterbrechungsringe zeigen. Dieser Altersseinschätzung stimme ich nunmehr vollkommen zu.

Der Sik-Bestand des Pyhäjärvi (SW-Finnland unter 61° N., Areal 154,5 qkm, 25 m maximale Tiefe) geht nicht auf eine nacheiszeitliche Einwanderung, sondern auf Einsätze zurück, die seit dem Jahre 1908 vorgenommen worden sind. Das Besatzmaterial stammte aus verschiedenen Gewässern, nämlich:

1908/09	vermutlich aus dem Paijänne
1910/13	Kymijoki
1914	Paijänne
1921/23	See Vankavesi im Gewässerzug des Näsijärvi
1926	Hoytiäinen in Nord-Karelien

Wären alle diese Einsätze angegangen, dann wäre von vornherein zu erwarten, daß die entstandene Bevölkerung nicht völlig einheitliche Charaktere zeigt.

Bereits im Jahre 1915 hatte der Einsatz soweit zum Erfolg geführt, daß mit dem Wiederfang begonnen werden konnte. Ab 1918 wurden die Erträge reichlicher und sie waren 1921 nach einer Schätzung bereits auf ca. 250 000 kg gestiegen, d. h. auf die für Voralpenverhältnisse kaum glaublich hohe Zahl von 1624,6 kg pro qkm Fläche, wobei das Gewicht der Fische 800 bis 1200 g betragen haben soll. Ab 1922 fielen dann die Fangergebnisse wieder. 1923 und 1924 galten als ausgesprochen schlecht. Die Erträge blieben bis zum Jahre 1931 oder 1932 fortgesezt gering. Darnach ist der Bestand wieder stärker geworden, so daß die in mehreren Jahren, wie 1937, 1938 und 1939 erlangten Erträge als gut zu gelten haben." 1939 sollen nach einer Berechnung Järvi's 200 bis 300000 kg gefangen worden sein, was etwa 1294 bis 1424 kg auf den qkm entsprechen würde. Das Durchschnittsgewicht belief sich auf 511 g für den Fisch.

Der Fang wurde anfangs mit weitmaschigen Netzen (60 mm Knotenabstand) ausgeführt. Dann ging man „zu wirksameren Fanggeräten über", zu großen Maränenreusen und Fischzäunen. Diese führten zu den besonders hohen Erträgen von 1921, die, „wie man sagen konnte, einer Abfischung" gleichkamen. 1931 wurden die Fischzäune verboten und der Fang dann „fast ausschließlich mit Netzen, daneben im Winter auch in gewissem Maße mit Zugnetzen betrieben". Diese Feststellung ist besonders wichtig, denn sie erklärt einerseits das Zurückgehen der Fänge nach 1921 und andererseits das Erholen der Bestände in den 30er Jahren, ferner aber auch die Zusammensetzung des Fanges, auf die wir noch ausführlicher zu sprechen kommen.

Järvi hat in den Jahren 1925 bis 1939 606 Exemplare der Sik auf die Beschaffenheit der Kiemenfilter geprüft und dabei zwei verschiedene Typen festgestellt. 568 hatten dicht stehende, lange Reusendornen und nur ein kleiner Teil, nämlich 38 Stück, hatte kurze, locker stehende. Die errechneten Mittelwerte für den 1. Bogen waren:

dicht und lang bezahnte im Mittel 49,13 (37—62) Zähne
weit und kurz bezahnte im Mittel 32,43 (23—38) Zähne

Darnach würden im Pyhäjärvi schon zwei verschiedene Typen, d. h. wohl Arten zu Hause sein. Die weit bezahnte hält Järvi für eine Wandermaräne und legt ihr den Namen *C. lavaretus* L. *f. typica* Thienemann bei, während die dicht befilterte als große Binnenseemaräne *C. generosus f. aspia* Smitt bezeichnet wird. Wir werden kaum fehl gehen, wenn wir die als *lavaretus* angesprochene Form zu den Bodenrenken (*balleus*-Typ Fatio) stellen, zumal auch das Wachstum diese Zuordnung rechtfertigt. Järvi erwähnt ja aus den Jahren 1921/23 einige Individuen (1928, S. 129), die im Mittel folgendes Wachstum besaßen:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.
5,5	10,2	24,5	34,7	41,1
4,9	11,4	25,8	34,4	

Faßt man hier wieder aus den schon erwähnten Gründen für das Ablesen der ersten Zuwachsperiode die beiden ersten Jahre zusammen, dann erhält man:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.
10,2	24,5	34,7	41,4
11,4	25,8	34,4	

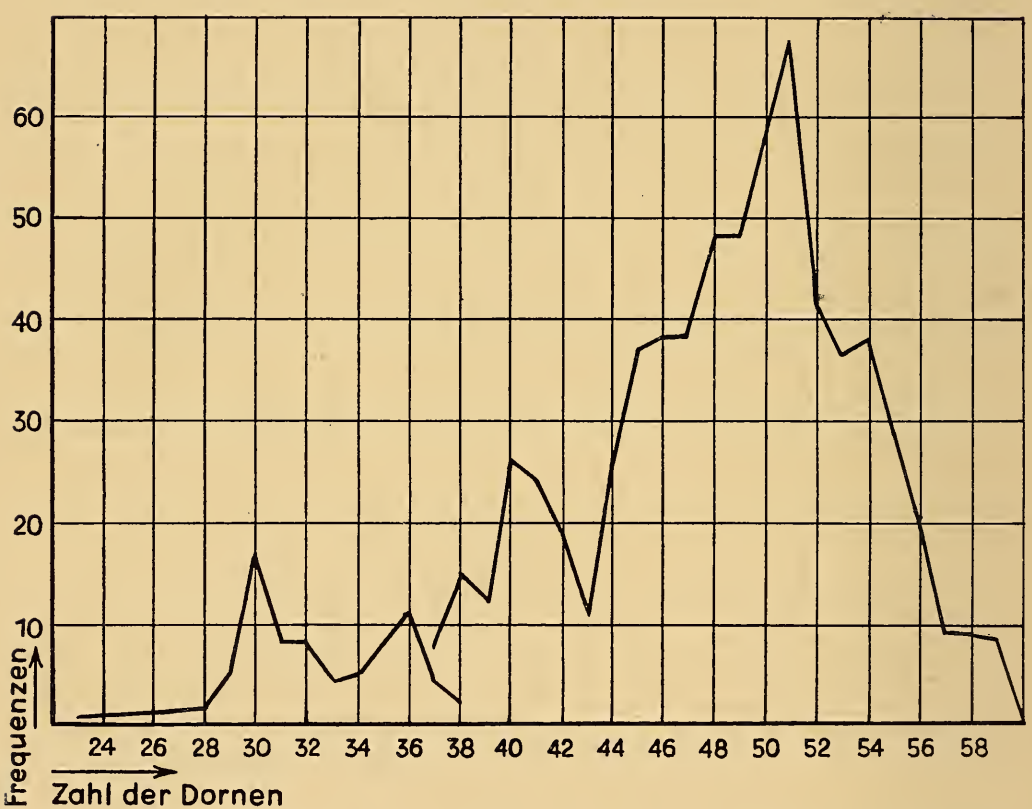


Abb. 3. — Zahl der Reusendornen auf dem 1. Kiemenbogen bei den Sik des Pyhäjärvi nach dem Material von 1929 bis 1936 (n. Järvi 1940).

oder fast dasselbe Wachstum, das ich für den Voralpensandfelchen und die norddeutsche große Maräne errechnet hatte:

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.
Bodensee	10,5	21,7	31,3	39,1
Zürichsee	11,1	25,5	33,8	40,5
Madüsee	11,6	20,3	35,7	40,5

Ähnliche Reihen finden sich auch in dem Material von 1925 und 1926. Diese Fische sind zwar als dichtfiltrig erklärt worden, absolut sicheres Kennzeichen ist jedoch die Reusenbedornung nicht, da die Variationsreihen ein wenig übereinander greifen.

Das Material von 1925/26, das nach Järvi *C. generosus* entsprechen soll, ergibt in den einzelnen Serien folgende Mittelwerte für die Altersklassen:

Serie	Datum	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
1	31. 3. 25	8,6	17,0	23,0	24,4			
2	Sept. 25	7,3	17,1	22,5	26,3			
3		8,1	16,0	23,3				
4		**9,2**	**20,5**					
5	Okt./Dez. 25	8,7	16,3	23,2	28,1	31,6		
6		8,3	17,1	23,8	26,9			
7		8,7	17,4	25,0				
8	30. 9.—4. 10. 26	8,6	16,9	22,9	26,4	29,0		
9	Sept. 26	**8,8**	**22,9**	**32,7**	**38,8**	**41,0**	**42,8**	**44,0**
10		9,7	19,1	26.0	30,3	33,9	36,8	
11		8,0	16,6	22,1	25.8	28,5		
12		9,4	16,9	23,6	27,6			
13		7,9	17,8	25,5				
14		**10,0**	**20,6**					

Geht man vom Gesamt-Zahlenmaterial aus, das diesen Durchschnittswerten zugrunde liegt, so erhält man als Mittelwert für diese Jahresklassen:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
8,12	17,08	22,95	26,36	29,23	37,10	44,00

Das ist fast genau das mittlere Wachstum der kleinen Schwebrenke im Voralpengebiet, wie ich es im Handbuch der Binnenfischerei angegeben habe (S. 434):

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
9,1	17,3	22,5	26,3	29,9	33,5	35,8

Es passen nur nicht zusammen die Jahre 6 und 7, aber diese beiden Werte werden bei Järvi sehr stark beeinflußt durch den einzelnen siebenjährigen Fisch der Serie 9. Läßt man ihn, da er ein ganz anderes Wachstum hat, fort und schließt man bei der Berechnung auch die zweijährigen der Serien 4 und 14 aus, weil sie das gleiche gute Wachstum anzeigen, dann erhält man als Mittelwerte für die Altersstufen:

1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.
8,02	16,82	22,79	26,18	28,81	34,09

d. h. nunmehr auch im 6. Jahre große Uebereinstimmung mit dem Gangfisch. Die ausgeschiedenen Individuen gehören einer anderen Art an, für die der Name *generosus* der rechte sein würde.

Järvi beschreibt in seiner Arbeit von 1940, daß das Wachstum der Sik im Pyhäjärvi in den aufeinander folgenden Jahren der Untersuchung sehr verschieden gewesen sei. Während die Fische vor 1923 langsamer wüchsig gewesen seien, sei die Länge von 1923/24 ab dauernd gestiegen. Nach 1931 habe dann wieder ein Kleinerwerden eingesetzt. Als Ursache für diese Erscheinung wird eine Veränderung der Ernährungslage angenommen. Wir wollen hier davon absehen, diese Frage weiter zu erörtern. Ich verweise nur auf meine Darstellung im Handbuch der Binnenfischerei und auf die Arbeit meiner Schüler Bohmann, Fröse, Engländer usw. (1939), nach der in zusammengehörenden Seegebieten das Nahrungsangebot (insbesondere Plankton) in aufeinander folgenden Jahren bei unsern jetzigen Renkenbeständen immer annähernd gleich groß ist. Die Schwankungen sind nicht so bedeutend, als daß hier und dort und in diesem oder jenem Jahre besseres oder schlechteres Wachstum der Renken resultieren könnte; denn Nahrung ist immer im Überfluß vorhanden, vor allem während der eigentlichen Wachstumsperiode. Mir scheint die Schwankungen im Nahrungsangebot, soweit überhaupt solche vorhanden sind, können nicht für den besseren oder schlechteren Abwachs der Sik verantwortlich gemacht werden. Außerdem muß man wohl bei den Angaben Järvi's zweierlei sehr scharf unterscheiden: die Durchschnittsgröße der Fische im Fang und ihre Wachstumsgeschwindigkeit bezw. ihre Wachstumspotenz.

1921/22 war für den Pyhäjärvi ein sehr gutes Fangjahr. Über 1600 kg wurden vom qkm geerntet. Der Fang kam einer Abfischung gleich. Dann stieg die Länge der Fische, aber der Fangerfolg nahm ab. Seit 1931/32 setzte wieder eine Längenverminderung bei den Fischen ein, aber die Fangmenge stieg. Das ist also wieder einmal die alte Beobachtung, die ich in meiner zweiten Bewirtschaftungsarbeit (1938 S. 46/47) ausführlicher besprochen und in die Worte gekleidet habe: „Guter Fang - kleine Fische, schlechter Fang - große Fische". Die Beobachtung ist von mehreren Autoren an den verschiedensten Seen Deutschlands und der Schweiz angestellt worden. Ihre Ursachen sind durch mich an der Hand von zuverlässigem Zahlenmaterial aus dem Tegernsee aufgedeckt worden. Wenn der Fangerfolg stark nachläßt, dann fehlt der Nachwuchs, die jüngsten, kleinsten Fische sind knapp und die Masse des Fanges wird beherrscht von den aus früheren, besseren Jahren übrig gebliebenen älteren und größeren Exemplaren. Umgekehrt werden die jüngsten Klassen reichlicher, wenn der Ertrag steigt. Die älteren Individuen treten dann im Fang prozentual zurück. Diese alte Regel ist Järvi aufgefallen und man kann sie auch aus dem von ihm veröffentlichten Zahlenmaterial herauslesen. Das ist der erste der beiden Punkte: die Durchnittsgröße im Fange. Daneben spielt aber sicher auch das Wachstum der gefangenen Sik eine sehr

wichtige Rolle — nur in ganz anderer Weise, als der finnische Forscher meint.

Die Schwebrenkenbevölkerung des Pyhäjärvi ist eben nicht einheitlich in der Art. Es findet sich neben dem in der ersten Zeit des Fanges besonders stark hervortretenden langsamer wachsenden Typus (kleine Binnenseemaräne) noch ein besser wüchsiger. Das ist derjenige, welcher in der vorstehenden Tabelle in den Reihen 4, 9 und 14 bereits sichtbar wurde. In der allerersten Zeit der Befischung mag mit den weitmaschigen Netzen von 60 mm Knotenabstand diese frohwüchsige Art in erster Linie erfaßt worden sein. Als man aber zu Reusen und Fischzäunen überging, mußte die langsamer wachsende Form, die bis dahin fast vollständig geschont worden war und sich deshalb stark vermehren konnte, massenhaft weggefangen werden. Der Erfolg war die hervorragende Ausbeute von 1921/22. Der Bestand der besser wachsenden Maräne mußte aber mit den Reusen und Zäunen noch stärker mitgenommen werden. Da bei ihr in Analogie zum Voralpenblaufelchen und dem norddeutschen *C. generosus* die Reife höchst wahrscheinlich ein Jahr später eintritt als bei der kleinwüchsigen Form, so mußte sie sehr weitgehend an der Fortpflanzung gehindert werden. Das bedeutete für den Bestand den Niedergang. Der Fisch trat im Fang zurück. Er konnte sich erst wieder besser vermehren, als man sich entschlossen hatte, die Reusen und Fischzäune einzuschränken, schließlich ganz zu verbieten und wieder zur Netzfischerei überzugehen. Diese Bewirtschaftungsmaßnahme war die einzig richtige!

Wir haben offenbar in Finnland genau die gleiche Einwirkung der Bewirtschaftungsweise auf den Bestand, wie ich es oben für den Würmsee und Ammersee ausführlicher geschildert habe. Wenn die Fische nach 1931 immer größer wurden, so ist dies nicht auf bessere Wüchsigkeit als Folge reichlicherer Ernährung zurückzuführen, sondern als Anzeichen dafür zu werten, daß der besser wachsende Fisch im Fang nunmehr wieder stärker vertreten ist. Ich habe wiederholt darauf hingewiesen, daß in großen Seen mit der großen und der kleinen Schwebrenke bei günstiger Bewirtschaftung der erstere Fisch immer die Hauptmasse des Fanges stellen muß, denn der von ihm bewohnte Raum, das offene Wasser, ist mehrfach größer als die Zone, die vom anderen bevorzugt wird. Am Bodensee z. B. verhalten sich die Fänge von Blaufelchen und Gangfisch wie etwa 10 bis 20 : 1. Wird die Bewirtschaftungsweise im Pyhäjärvi nicht erneut geändert, dann wird wohl auch in Zukunft der großwüchsige Sik im Fang vorherrschen u. das Fangergebnis etwa gleich gut bleiben.

Man kann die Schwankungen in der Zusammensetzung des Fanges im Pyhäjärvi unschwer aus den von Järvi mitgeteilten Reihen für das mittlere Wachstum in den Einzelfängen herauslesen (1940 S. 76–81). Der langsamer wachsende Sik, der nach meiner Meinung dem *C. macrophthalmus* entsprechen dürfte, bildete 1925 und 1926 noch die Hauptmasse des Fanges mit folgendem durchschnittlichem Wachstum:

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J.	7. J.
1925	8,7	16,3	23,1	28,1	31,6		
1926	8,7	16,6	22,2	25,9	28,6		
1927	6,8	15,7	20,3	24,3	27,8	31,6	35,0
	7,1	16,7	20,6	24,2	27,1	30,4	

Er wird dann von Jahr zu Jahr immer geringer an Zahl, tritt nur noch in den ältesten Jahrgängen auf, verschwindet am Ende fast ganz. Dafür nimmt der besser wachsende Sik seit 1925/26 ständig zu. Anfangs (1925) ist er nur als zweijähriger nachweisbar, dann treten 1927 die dreijährigen, 1928 die vierjährigen, 1930 die fünfjährigen hinzu, bis er schließlich fast allein das Feld beherrscht. Die Mittelzahlen für sein Wachstum sind folgende:

	1. J.	2. J.	3. J.	4. J.	5. J.	6. J	7. J.	8. J.
1925	9,2	20,5						
1926	10,0	20,6						
1927	7,7	18,7	26,6					
1928	8,1	18,4	26,9	33,6				
1929	8,7	20,3	30,3	37,2				
1930	8,6	21,4	28,0	33,1	37,5			
1931	8,8	20,3	31,5	35,8	39,3			
1932	8,8	19,4	29,5	34,7	37,8	40,3		
1935	9,1	20,5	30,7	35,7	40,2	44,9	48,4	50,9

usw.

Dieses Wachstum sieht dem der Art *C. wartmanni* außerordentlich ähnlich. Ich glaube mich mit der Annahme von drei Sikarten im Pyhäjärvi nicht zu täuschen. Wie bei uns ist die große Bodenrenke (der Grunnsik der Smitt'schen Benennungsweise) nur in geringer Zahl vorhanden und trotz ihres vorzüglichen Abwachses wirtschaftlich ohne größere Bedeutung. Sie wird wahrscheinlich nur zu gewissen Zeiten und zwar im Frühjahr bei Beginn der Wasserwärmung und im Herbst während der Laichzeit etwas reichlicher erbeutet. (s. oben S. 17). Die Brotfische für die Fischer bilden die beiden Maränen des Schwebs, in erster Linie die große Schwebrenke (große Binnenseemaräne Järvi's, Blawsik der Smitt'schen Nomenklatur), *Coregonus wartmanni generosus*, in zweiter Linie die kleine Schwebrenke (kleine Binnenseemaräne Järvi's), *Coregonus macrophthalmus* Nüßlin.

Die vorliegende Arbeit war vor langem schon abgeschlossen. Ihre Drucklegung ist durch die Zeitumstände stark verzögert worden. Inzwischen übersandte mir Prof. Järvi seine neueste Veröffentlichung: Zur Kenntnis der Coregonen-Formen Nordfinnlands insbesondere des Kuusamo-Gebietes, Finlands Fiskerier 18 1943, die wieder ein sehr reiches Material aufweist und vielleicht neues Licht auf die hier behandelten Fragen zu werfen vermag. Die Arbeit basiert auf einer umfangreichen von

andern zusammengebrachten Sammlung von Sik-Köpfen und dazu gehörigen Schuppenproben. Wenn ich nun auch zugeben muß, daß dieses Material mit den notwendigen biologischen Beobachtungen nur mit sehr großen Schwierigkeiten vom Autor selbst hätte eingesammelt werden können, so muß ich doch mein oben gefälltes Urteil (S. 10) aufrecht erhalten: Zur sicheren Bestimmung der systematischen Stellung von Coregonenstämmen gehört die Kenntnis gewisser Eigenheiten ihrer Lebensweise. So große Mühe Prof. Järvi auf die Verarbeitung des Materials verwendet hat u. so begrüßenswert die Bereicherung unseres Wissens um die nordischen Coregonen ist, man erhält durch die Arbeit nur Hinweise, keine klare Entscheidung, wo die Formen unterzubringen sind.

Järvi teilt die Coregonen Nordfinnlands in drei Gruppen ein. Die erste umfaßt Formen mit im Mittel 16,75 bis 23,45 Reusendornen auf dem 1. Kiemenbogen, die zweite hat 26,95 bis 30,23 u. die dritte 32,40 bis 34,55. Die Einteilung ist also lediglich nach der Zahl der Reusendornen vorgenommen worden und erscheint auf den 1. Blick etwas willkürlich zu sein, denn

1. wissen wir, daß in der Reusenbedornung innerhalb der gleichen Art von See zu See sehr große Verschiedenheiten bestehen können. So hat z. B. (Wagler 1940 S. 388) der Blaufelchen des Chiemsees nur 23—34, im Mittel 28,6 Dornen auf dem 1. Kiemenbogen und der des Hallstätter Sees 37-47 bezw. 41,9 und zwischen diese beiden Extreme schieben sich die Blaufelchen-Rassen der übrigen Seen als lückenlose Stufenleiter ein. Alle stimmen aber in den hauptsächlichsten morphologischen Charakteren und biologischen Eigenheiten völlig überein. Die Art würde, wollte man der Einteilung Järvi's folgen, auseinander gerissen werden. Der Chiemseeblaufelchen käme in Järvi's 2. Gruppe, andere würden zur 3. gerechnet werden müssen und für die Hallstätter Reinanke und einige andere Formen müßte gar eine 4. Gruppe neu geschaffen werden.

2. haben die Mittelzahlen für die nordfinnischen Coregonen sehr verschiedenes Gewicht. Von zwei Seen wurden nur 2 Exemplare, von sechs bis zu 10, von drei Seen zwischen 11 und 20, von fünf Seen zwischen 21 und 30, von sieben Seen zwischen 31 und 40 und nur von 2 Gewässern mehr als 50 untersucht. Die Streuung ist demzufolge bei den einzelnen Stämmen sehr verschieden. Sie bleibt gering, wenn nur wenige Stücke ausgezählt werden konnten und wird größer, wenn reichlicheres Material zur Verfügung stand. Meist umfaßt sie dann etwa 10 Varianten oder nur wenig mehr wie z. B. im Yli-Kitka, wo 16 bis 29, also 14 beobachtet werden konnten.

Das an den Seen gewonnene Material scheint darnach jeweils artlich einheitlich gewesen zu sein. Nur beim Suinunki und Kovajärvi ist die Streuung größer, aber nur deshalb, weil je ein Exemplar aus der Reihe herausfällt. Es haben die Formen

des Suinunki 24 und 30 bis 39 Dornen
Kovajarvi 25/26 und 29 bis 40 „

Wahrscheinlich ist in beiden Fällen unter die Masse der Schwebsik je ein Exemplar eines Bodensik hineingeraten.

Wenn nun auch die Gruppierung einseitig nach der Reusenbedornung vorgenommen worden ist, so scheint doch in dem System ein richtiger Kern zu stecken. Gruppe I umfaßt im wesentlichen Stämme mit kurzdornigen Reusen, in Gruppe II sind die Dornen etwas länger und in Gruppe III sind sie extrem lang. Nach den Erfahrungen im Voralpengebiet beurteilt, könnte man in Gruppe I die Sandfelchen (*C. fera* bezw. *maraena*) vermuten, in Gruppe II die Blaufelchen (*C. wartmanni*) und in Gruppe III den Gangfisch *(C. macrophthalmus)* und zu dieser Vermutung führen auch die Abbildungen, die Järvi von Köpfen und ganzen Fischen seiner Arbeit beigefügt hat. So haben z. B. die 3 Sik-Köpfe aus dem Leihajärvi und Toranki der Abb. 24/25 und 28 typisches Sandfelchenprofil, den hohen steil abfallenden Zwischenkiefer und die eigenartige Krümmung der Dorsalkontur zwischen Auge und Schnauzenspitze (Ramsnase) und dazu ein kleines Auge. Der Vergleich mit einem Exemplar aus dem Bodensee ergibt die größte Ähnlichkeit (Fig. 12, 13).

Die durch Rückberechnung gewonnenen Abwachszahlen sind aber nicht ohne weiteres als Stütze für diese Anschauung verwendbar. Daß es sich bei den Rassen der Gruppe I um gut wachsende Formen handelt, steht außer Zweifel, da in den Tabellen Fische von weit über 50 cm mehrfach erscheinen und solche Größen bei langsam wachsenden Arten, wie unser Gangfisch und Kilch und die kleine Maräne es sind, überhaupt nicht möglich sind[1]). Die Endwerte für die beiden ersten liegen bei wenig über 40 cm, bei der kleinen Maräne meist sogar noch wesentlich niedriger. Schnelles Wachstum ist sonst aber aus den Tabellen nicht herauszulesen, im Gegenteil der jährliche Zuwachs ist auch in den 3 ersten Jahren gering. Für den Toranki gibt Järvi folgendes Zahlenmaterial: (Tabelle 12 S. 79).

Jahr	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.
cm	5,6	11,0	16,4	21,4	28,2	34,0	40,0	44,6	46,8	48,8	50,4	52,4	54,5
	4,6	7,9	12,7	16,9	23,8	29,9	34,7	38,0					
	4,1	7,2	12,5	16,1	22,1	28,1	34,1	38,5					
	4,7	9,0	15,0	20,4	25,9	31,0	36,5	40,0					
	3,1	7,9	14,3	23,1	30,2	34,7	38,4	43,0					
	4,5	7,9	12,0	17,6	25,8	34,5	39,0	43,0					
	3,3	7,2	13,6	20,4	28,2	36,6	40,3	43,5					
	6,2	9,5	14,9	21,2	30,3	37,0	41,6	44,5					
	3,8	9,0	16,3	22,4	27,5	32,3	37,5						
	4,3	13,1	19,9	27,3	32,2	37,0							
	4,2	10,7	18,2	27,0	31,9	37,5							
	5,1	10,9	17,3	25,7	32,0								

[1]) s. Wagler 1940 S. 435

Jahr	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.
cm	3,7	9,6	18.1	25,4	32,5								
	4,1	10,8	18,4	25,5	32,5								
	4,0	10,1	17,6	25,7	33,0								
	3,6	9,8	18,0	26,7	33,0								
	5,0	10,1	18,1	27,7	33,0								
	4,3	10,5	18,9	28,0	34,0								
	4,5	10,2	18,9	28,3	34,0								
	4,2	11,4	20,8	29,2	34,0								
	4,3	12,6	24,2	30,6	35,0								
	5,0	13,4	22,6	30,4	35,0								
	5,0	12,6	22,5	30,1	35,0								
	4,6	11,3	21,1	28,9	35,5								
Mittel:	4,4	10,2	17,6	24,8	31,0	33,9	38,0	41,9	46,8	48,8	50,4	52,4	54,5

Aus diesen Reihen erhalten wir für die Altersklassen die unter dem Strich stehenden Mittelwerte. Die Streuung ist folgende:

1.	Jahr	4,4	3,1— 6,2
2.	,,	10,2	7,2—13,4
3.	,,	17,6	12,0—24,2
4.	,,	24,8	16,1—30,6
5.	,,	31,0	22,1—35,5
6.	,,	33,9	28,1—37.5
7.	,,	38,0	34,1—41,6
8.	,,	41,9	38,0—44,5

d. h. die Streuung ist im 1. Jahr noch klein, man kann sagen normal, im zweiten Jahr wird sie schon größer, wäre aber auch dann noch denkbar und vom 3. Jahre an nimmt sie Beträge an, die nach meinen Erfahrungen nicht gut möglich sind. Hier stimmt etwas nicht! Sehen wir uns die Tabelle etwas genauer an, so bemerken wir, daß die starke Abweichung vom Mittel in den Jahresklassen nur bei den Fischen vorhanden ist, die älter als 6 Jahre sind. Rechnet man die Mittelwerte für die 5- und 6-jährigen allein aus, dann erhält man:

		Mittel	Streuung
1.	Jahr	4,39	3,7 — 5,1
2.	,,	11,14	9,6—13,4
3.	,,	19,64	17,3—24,2
4.	,,	27,76	25,4—30,6
5.	,,	33,50	31,9—35,5
6.	,,	37,25	37,0—37,5

d. h. etwas höhere Zahlen und beträchtlich geringere Streuung.

Nun gibt Järvi eine ausgezeichnete Schuppenphotographie von einem Toranki-Sik, die ich in Taf. 7 Fig. 14 reproduziere. Der Fisch soll im 5. Jahr gestanden haben. Ich halte ihn jedoch nur für 4-sömmerig. Nach

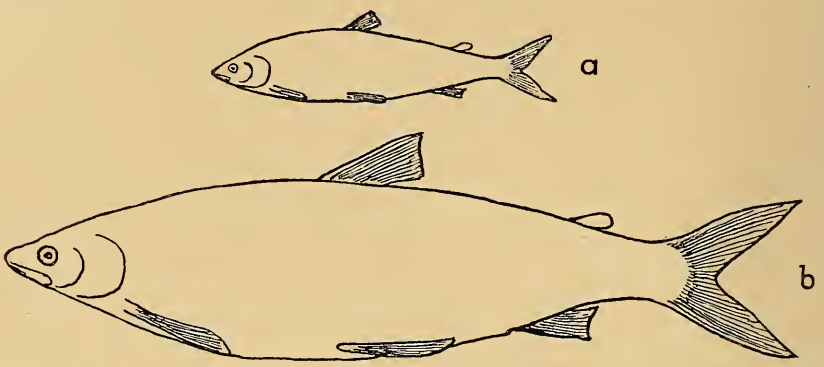


Abb. 4. — a) von Järvi nach Dahl-Lea errechnete Größe des einjährigen Toranki-Siks.
b) Größe der einjährigen Blaufelchen in Voralpenseen.

meinen Erfahrungen zählt das innerste Feld nicht als volles Jahr, sondern entspricht nur der ersten Anlage der Schuppe und den darauf folgenden Wochen des Frühjahres. Genau so dürften die Schuppen bei allen übrigen von Järvi untersuchten Fischen ausgebildet gewesen sein. Sie sind alle mindestens um 1 Jahr zu hoch eingeschätzt. Man braucht doch nur einmal die Mittelgröße von 4,39 cm sich durch eine Zeichnung zu vergegenwärtigen (Abb. 4a) und man wird einsehen, daß sie nicht gut beim einjährigen Fisch möglich sein kann, denn so groß sind die Felchen in unseren Seen bereits im 1. Sommer (Anfang August bis September), wenn sie größeren Coregonen in Mengen zum Opfer fallen. Der 1-jährige hat in Wirklichkeit etwa 10 cm (Abb. 4b) und diesen Wert erhält man auch aus der Tabelle, wenn man den 2-jährigen als einjährig ansieht.

Darüber hinaus kommen aber bei den älteren Exemplaren auch noch Scheinzuwachsgrenzen als Störquellen in Frage. Järvi schreibt ja selbst (1943 S. 35): „Es kann gesagt werden, daß diese Bestimmungen ihre Schwierigkeiten gehabt haben. Ganz speziell gilt das bei den alten Individuen, aber auch die Schuppen der jüngeren Exemplare haben manchmal Zweifel an der Richtigkeit der Alters- bezw. Zuwachsbestimmung aufkommen lassen. Ohne für jeden Fall für unbedingte Treffsicherheit einstehen zu können, nehme ich gleichwohl an, daß mir in den meisten Fällen eine richtige Ablesung gelungen ist". Ganz gewiß, in den meisten Fällen, aber gerade der Rest beeinflußt leider das Gesamtresultat sehr stark.

Wie früher erwähnt wurde, müssen die Zahlen Järvi's, wenn sie direkt mit meinen Ergebnissen verglichen werden sollen, wegen der Ungleichheit der Meßmethode noch um 7 % erhöht werden. Man erhält dann:

Jahr	Mittel	Streuung
1.	11,98	10,32—14,41
2.	21,11	18,60—26,02
3.	29,84	27,30—32,90
4.	36,02	34,30—38,17
5.	40,05	39,78—40,32

Diese Reihe würde recht gut mit der von mir seinerzeit für den Silberfelchen des unteren Bodensees gegebenen, der ebenfalls zu *C. fera* zu stellen ist, übereinstimmen, denn ich fand (Abb. 5):

1.	Jahr	10,88
2.	„	22,53
3.	„	32,76
4.	„	37,93
5.	„	41,36

Die für die übrigen Angehörigen der Gruppe I angegebenen Abwachszahlen sind ebenfalls nicht ohne weiteres mit voralpinen Befunden in Einklang zu bringen. Nur ein See macht eine Ausnahme: der Kopattijärvi. Järvi gibt folgende Zahlen:

1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
7,0	17,4	29,4	34,0				
7,7	19,7	31,0	36,0				
7,0	18,2	31,8	37,0				
5,0	17,8	28.7	36,2	39,0			
7,1	19,1	29,7	36,0	39,5			
8,1	20,0	30,2	37,6	41,0			
6,6	18,8	31,5	36,3	40,6	44,0		
7,6	18,5	28,7	36,9	42,0	45,0		
4,4	16,3	30,8	37,9	44,9	47,5		
5,8	16,6	28,6	34,6	39,4	43,6	49,4	53,0
6,6	18,2	31,0	36,3	40,9	45,0	49,4	53,0

Gleicht man die unterm Strich stehenden Mittelwerte meiner Meßmethode durch Erhöhung um 7 % an, so erhält man

7,0 19,6 33,3 39,0 44,0 48,4 53,1 57,0

d. h. eine Reihe, die dem von mir für den Sandfelchen des Bodensees festgestellten Wachstum in einzelnen Jahren sehr nahe kommt. Ich fand:

10,8 22,7 32,5 38,4 43,2 48,0 50,4 53,6

Auch der Sik des Kopattijärvi könnte darnach gut zu *Coregonus fera* gehören. (Abb. 5)

Ganz anders stellen sich die Glieder der Gruppe II dar. Zunächst ist bei Järvi (1943) auf Taf. 15 Abb. 26 der Kopf eines Sik aus dem Kerojärvi abgebildet (Taf. 7 Fig. 15 u. Taf. 8 Fig. 16). Es ist ein typischer *wartmanni*-Kopf, kegelförmig mit vollkommen gerade verlaufender Dorsalkontur, also ohne Ramsnase, zugespitzter Schnauze und endständigem Maul und kleinem Auge. Die Reusendornen sind, wie die Abb. 12 und 13 auf Taf. 8 bei Järvi beweisen, mittellang. Auch ihre Zahl 28—34 könnte für die Art *wartmanni* sprechen. Das größte Exemplar hat nach Järvi's Maß 51 cm, was rund 55 nach meinem entsprechen würde. Es kann sich darnach auch wieder nur um eine gut wachsende Rasse handeln, wenn dies

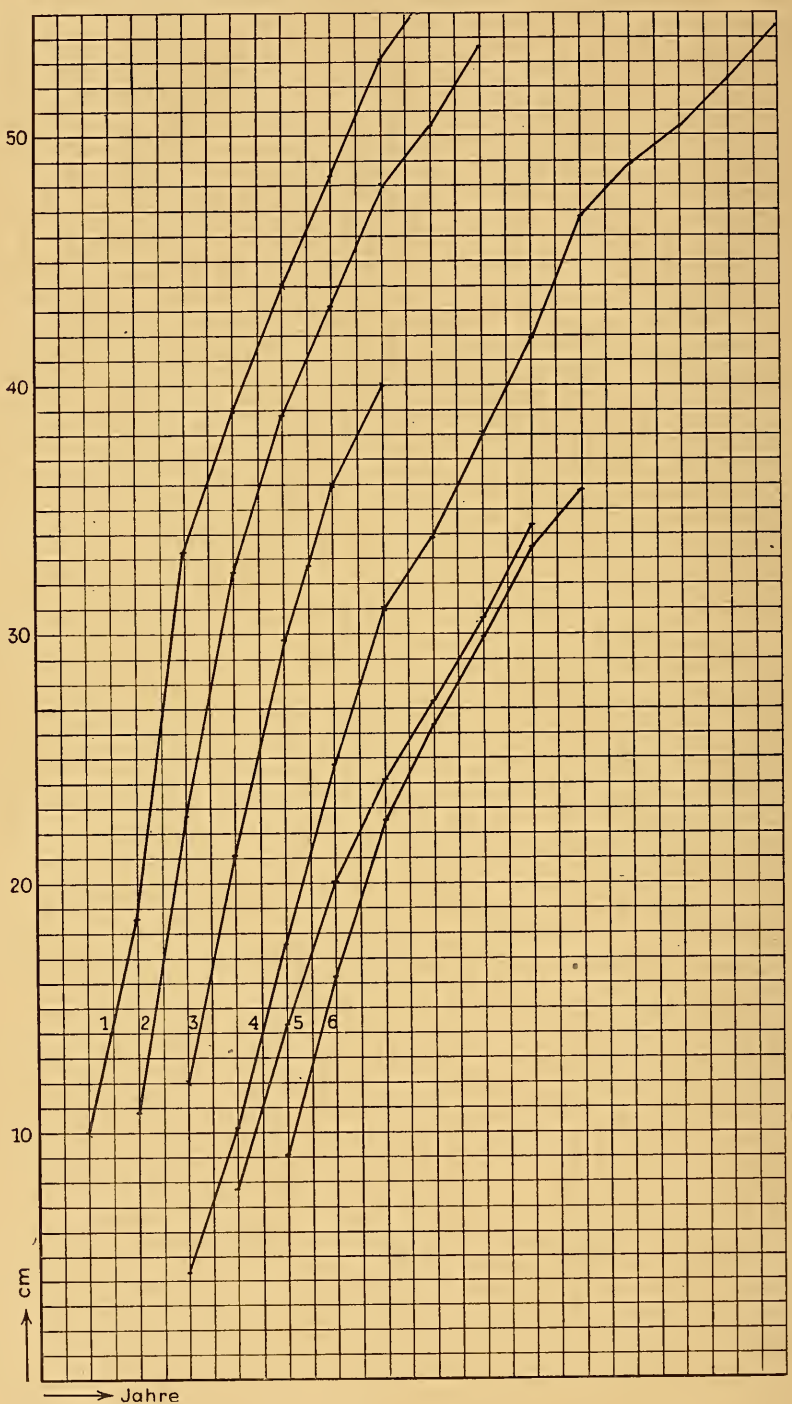


Abb. 5 Wachstum von Coregonen.
1. Maräne aus dem Toranki n. Järvi (angeglichen)
2. Silberfelchen vom Untersee
3. Maräne aus dem Kopatti. 4- und 5-jährige Fische (angeglichen)
4. Maräne aus dem Toranki. Zahlen nach Järvi
5. Maräne aus dem Kallunki n. Järvi
6. Gangfisch vom Bodensee

auch die Mittelwerte für den Abwachs in Tabelle 14 S. 82/83 nicht klar erkennen lassen. Da man auch bei den anderen Formen der Gruppe II bessere nicht erhält, mag die Frage offen bleiben, ob es sich wirklich um den Blaufelchen handelt oder nicht. Die Entscheidung ist für uns in diesem Zusammenhang auch nicht so wichtig, weil anderweitig in Finnland sein Vorkommen schon wahrscheinlich gemacht worden ist.

Gruppe III enthält Formen mit langdornigen, teilweise sogar sehr langdornigen Reusen, was im Verein mit der hohen Zahnzahl auf den Gangfisch *C. macrophthalmus* hinweisen könnte. Dieser Verdacht wird noch bestärkt durch zwei Photos, die Järvi beigefügt hat. Die Maränen der Abb. 29 aus dem Kovajärvi sind beide sehr schlank von Gestalt, haben ein endständiges Maul, zugespitzte Schnauze und sehr großes Auge. (Fig. 17). So viel man erkennen kann, sind auch die Flossen sehr wenig berußt. Alle 5 zur 3. Gruppe gestellten Sik sind außerdem nur in relativ kleinen Stücken gefangen worden. Die größten Exemplare maßen:

	nach Järvi	nach meinem Maß
Kovajärvi	18,2	20,0
Särkijärvi	20,3	21,8
Porontimonjärvi	21,0	22,6
Kallunki	32,0	34,4
Suinunki	40,5	43,5

Selbst die letzte dieser Rassen würde darnach sich noch in den Rahmen des Gangfischwachstums einfügen. Der nach Dahl-Lea errechnete Abwachs paßt allerdings nicht ohne weiteres zu *C. macrophthalmus* bis auf eine Ausnahme, die Rasse des Kallunki. Järvi gibt folgendes Zahlenmaterial (Tab. 3 S. 73):

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
	7,8	13,6	17,5	20,8	24,5	28,5	32,0
	7,1	14,0	17,4	20,2	23,3	28,0	
	7,6	14.2	17,1	20,0	23,1	29,0	
	6,3	11,3	16,7	21,5	26,0		
	6,1	11,6	16,7	21,6	26,0		
	5,4	11,7	17,2	22,1	26,0		
	5,2	12.5	17,7	25,3	29,0		
	7,4	16,1	19,0	23,0			
	7,2	15,1	19,8	23,0			
	6,4	15,2	19,3	25,0			
	5,7	15,1	20,5	25,0			
	9,7	17,9	21,0				
	8,8	17,6	21,0				
	9,7	17,8	21,0				
M.	7,14	14,55	18,70	22,50	25,41	28,50	32,0

Gleicht man nun wieder diese Zahlen meiner Meßmethode an, so erhält man:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
Sik Kallunki	7,7	15,6	20,1	24,2	27,3	30,6	34,4
Gangfisch Bodensee	9,1	17,3	22,5	26,3	29,9	33,5	35,8

Das ist etwa die gleiche Wachstumsgeschwindigkeit wie beim Voralpen-Gangfisch. Der Unterschied beträgt zwar in den meisten Fällen noch etwa 2 cm, es muß aber bedacht werden, daß die Zahl der aus dem Kallunki untersuchten Individuen recht gering ist. Reicheres Material hätte vielleicht bessere Übereinstimmung gebracht, die drei dreijährigen Fische der Tabelle, die vollkommen zum Gangfisch passen, deuten dies schon an. (Abb. 5).

Was weiter in der oben stehenden Tabelle auffällt, ist die geringe Streuung in den Jahresklassen. Sie ist

	nach Järvi	nach meinem Maß
1. Jahr	5,2— 9,7	5,6—10,4
2. „	11,3—17,9	12,2—19,2
3. „	16,7—21,0	18,0—22,6
4. „	20.0—25,0	21,5—26,9
5. „	23,1—29,0	24,8—31,2
6. „	30,6—31,2	32,9—33,5

Das spricht für richtige Auslegung der Schuppenbilder. Unterbrechungsringe, die zu Irrtümern Veranlassung geben könnten, scheinen bei dem Kallunki-Sik wenig vorzukommen. Wie erwähnt wurde, hat Järvi selbst versucht, finnische Coregonen mit voralpinen zu identifizieren. Die Namen *fera*, *wartmanni* und *macrophthalmus* sind von ihm mehrfach und nach meiner Meinung meist auch richtig verwendet worden. In seiner letzten Arbeit stellt er sich allerdings auf einen anderen Standpunkt. Er schließt sich der Meinung L. Berg's (1932) an, der „in der jetzigen Verbreitung der nordeuropäischen und baltischen Maränen einen Grund gegen das Zusammenführen derselben mit voralpinen Maränenformen" sieht und „die vorhandenen Ähnlichkeiten der Kiemenreusen als Konvergenzerscheinungen" betrachtet, „die über die Gemeinsamkeit der Formen nichts aussagen". Der letzte Satz mag manchmal das Richtige treffen, aber eben nur manchmal. Die Kiemenreusen sind keineswegs das einzige Körpermerkmal, das sich taxonomisch verwerten läßt. Ein System, das sich auf ihnen allein aufbaut, bleibt sogar, wie ich immer wieder betonen muß, museales Kunstprodukt, Konstruktion, die der natürlichen Verwandtschaft nicht zu entsprechen braucht. Mindestens ebenso wichtig wie die Kiemenreusen sind andere körperliche und ökologische Merkmale und besonders die Wachstumsverhältnisse. Berücksichtigt man die Summe aller dieser Eigenschaften, dann erhält man ein ganz anderes Bild. Es wird mehr als wahrscheinlich, daß überall, im Norden wie im Alpengebiet, dieselben Ty-

pen — den Ausdruck Arten will ich zunächst absichtlich vermeiden — vorhanden sind. Dann müssen sich aber entgegen den Anschauungen Berg's die Formen des nördlichen und südlichen Verbreitungsgebiets doch zusammenfügen lassen.

d) Welche Coregonus-Arten leben in Irland und auf den britischen Inseln?

Bereits in den ältesten Arbeiten, die sich mit der Fischfauna Englands, Schottlands und Irlands befassen, werden drei oder vier verschiedene *Coregonus*-Arten unterschieden. Die Vulgärnamen sind immer die gleichen, nämlich:

1. the vendace. *C. vandesius* Richardson 1836.
   Die Form gehört in den *albula*-Kreis, wenn sie nicht sogar mit der Zwergmaräne identisch ist. Sie ist in Südschottland in mehreren Seen gefunden worden (Castle u. Mill Lochs, Lochmaben in Dumfriesshire), tritt aber auch, angeblich in einer besonderen Unterart *C. vandesius gracilior* Regan 1906, in Derwentwater- und Bassenthwaitsee in Cumberland (Nordengland) auf.
2. the pollan. *C. pollan* Thompson 1835.
   Die Art lebt in irischen Seen: Lough Neagh, Ulster, Lough Erne, Fermanagh, Seen im Shannongebiet.
3. the powan. *C. clupeoides* Lacépède 1803.
   Aus Loch Lomond in Schottland.
4. the gwiniad. *C. clupeoides pennanti* Val. 1848 oder auch *C. pennanti* Val. 1848, der in lake Bala in Merionethshire (Wales) beheimatet ist. Von diesem wird neuerdings abgetrennt
5. the shelly. *C. clupeoides stigmaticus* Regan 1908 aus dem Haweswater in Cumberland und Ullswater in Westmoreland.

Pollan, Powan und Gwiniad sind zweifellos Großcoregonen, obgleich Berg (1932) nach dem Vorbild von Smitt (1886) den „Pollan" zusammen mit den sibirischen „tugun" und „peled" dicht hinter den kleinen Maränen anschließt. Außerdem sind sie sicher z. T. als Schweb- und z. T. als Bodenrenken zu betrachten. Es geht dies zwar weniger aus der Zahl der Reusendornen, die wir nach Berg bei ihnen finden, hervor, nämlich

Powan	20—21	auf dem unteren Teil des ersten Bogens
Gwiniad	21—23	
Schelly	22—28	

was nach meinen zahlreichen Bestimmungen einer Zahl von

Powan	33—35	auf dem ganzen Bogen
Gwiniad	35—38	
Schelly	36—48	

entsprechen dürfte, als aus morphologischen und biologischen Eigenheiten, die gelegentlich in den Schriften erwähnt werden.

Vom „Pollan" werden allgemein die gleichlangen Kiefer mit dem endständigen Maul als charakteristisch hervorgehoben und Yarrell (1841) betont dazu noch die dunkle Blaufärbung des Rückens. Er gibt außerdem an, daß der Pollan in Menge nahe dem Ufer gefangen würde. Im Juni 1834 seien in einem Zuge mehr als 6000 Stück erbeutet worden. Das würde ganz eindeutig auf eine Schwebrenke hinweisen, denn erfahrungsgemäß können sich Bodenrenken niemals in einem See zu derartigen Massen entwickeln. Die Angabe Yarrell's, daß bis 13 Zoll lange Weibchen reif seien und 11,5 Zoll lange Männchen fließende Milch gehabt hätten, würde unter Umständen auf eine großwüchsige Form schließen lassen, ebenso das beobachtete Gewichtsmaximum von 2,5 Pfund (= 1134 g), das einer Länge von etwa 50 cm entspricht.

Ebenso scheint der „Gwiniad" (mit dem Schelly) Schwebrenke zu sein, denn „they are gregarious and approach the shore in vast shoals in spring and summer". Sie haben ferner „the snout rather truncated, the jaws nearly equal, the lower just shutting with the upper." Die gewöhnliche Länge von 10—12 Zoll = 25—30 cm würde auch wieder auf eine gut wachsende Form hinweisen.

Der „Powan" des Loch Lomond in Schottland hingegen ist höchst wahrscheinlich eine Bodenrenke. „Snout prominant, somewhat of a conical form, extending beyond the upper lip, jaws of unequal length, the lower one the shortest." Dazu breites Maxillare, großes Auge und Bodennahrung, ferner als Fanggröße bis 16 Zoll = 40 cm. Vielleicht verbirgt sich dahinter die große Maräne. In dieser Vermutung wird man wenigstens bestärkt durch die von Yarrell beigefügte Schlußvignette, die ich nachstehend wiedergebe (Abb. 6). Sollte dann nicht eine der englischen Schwebrenken, der „Pollan" oder der „Quiniad" unserer Edelmaräne entsprechen? Oder gehören vielleicht gar beide dieser Art an? Bei der unsinnigen Zersplitterung des Systems, die heute infolge der nicht einheitlichen Bearbeitung zustande gekommen ist, ist es gut möglich. Wir kommen nicht weiter, solange nicht eingehende Formanalysen und gute neue biologische Beobachtungen, vor allem

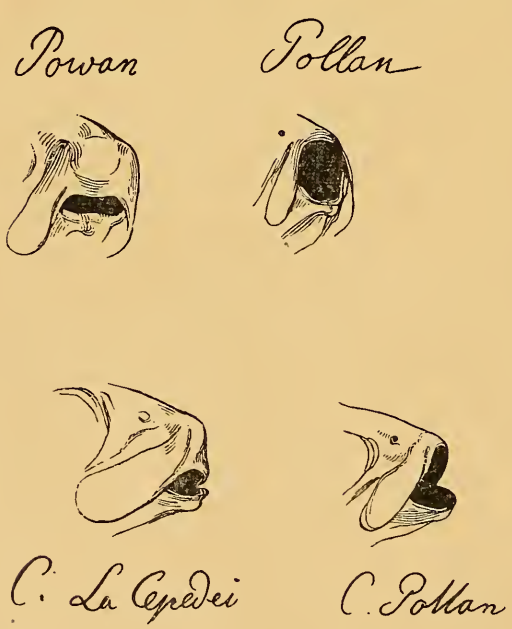


Abb. 6 — Schnauzenform des Powan *(C. lacepedei)* und Pollan *(C. pollan)* nach Yarrell.

auch zuverlässige Wachstumsbestimmungen vorliegen. Eins scheint man aber jetzt schon mit ziemlicher Bestimmtheit aussagen zu können: Der Kilch ist nicht in den englischen und irischen Seen und der Gangfisch fehlt wahrscheinlich auch.

e) Die Coregonen Schwedens und Westrußlands.

Wie bei den britischen Coregonen, so ist auch bei den schwedischen Sikformen eine Eingliederung in ein europäisches System mit Sicherheit nicht möglich — trotz der zahlreichen vorliegenden Arbeiten. Berg zählt an Arten und Formen auf:

	Dornen a. d. 1. Bogen
C. albula L. 1758	
gracilis Günther 1866, Gestrickland	
humilis Günther 1866, Wenersee	
nilssoni Val. 1848, Schonen, Småland, Wenersee, Jemtland usw.	30—41
lloydi Günther 1866, Wener-, Wetter-, Mälarsee	26—35
lavaretus L. 1758, in schwedischen Seen	
suecicus Thienemann 1921, Wettersee	21—31
microps Smitt 1882, Wenersee	21—28
angermanensis Berg 1932 =	
microcephalus Smitt 1882, Angermanelf	26—34
magalops Widegren 1862 =	
bolmeniensis Smitt 1882 =	
bolmensis Malm 1877, von Südschweden bis Lappland	27—30
maxillaris Günther 1866, Wenersee	29—30
vetterensis Thienemann 1921, Wettersee	26—34
aspius Smitt 1882, Piteå-Fluß, schwed. Lappland	42—50
ferner erwähnt bezw. beschreibt Freidenfelt 1933:	
maraena Bloch 1779, Wenersee	25—33
amnipetens Freidenfelt 1933, Wenersee	24—30

Nach der Reusenbedornung mögen *aspius* und *microps* die Extreme der Reihe sein. Man wird erstere, wie es Järvi getan hat, gut mit *generosus* vereinigen können, während die zweite vielleicht mit der von Freidenfelt erwähnten *maraena* identisch ist, zumal beide aus dem Wenersee stammen. Gänzlich unsicher ist aber, von den Ostseeformen abgesehen, alles andere. Für unsere Zwecke ist eine genauere Analyse zunächst nicht erforderlich, da aus den ostwärts und westwärts anschließenden Gebieten Finnlands und Norwegens einiges besser bekannt ist.

Erst recht undurchdringlich wird die Coregonensystematik des Ostens. Die von Prawdin, Poljakow, Berg u. a. beschriebenen oder benannten Spezies, zumeist aus dem Ladoga- und Onegasee stammend, zeigen

denkbar verschiedene Reusenzahlen. Manche wie *C. muksun* lehnen sich vielleicht an *aspius* bezw. *generosus* an, andere wieder errinnern an die große Maräne und *C. karelicus* könnte sogar mit dem Kilch identisch sein. Zwischen diesen Extremen liegen aber zahlreiche Bindeglieder, die nicht ohne weiteres unterzubringen sind.

Zusammenfassung und Schlußbetrachtung.

Wenn wir nun das Ergebnis unserer Erörterungen über das Auftreten der Coregonusarten in den nordischen Ländern kurz zusammenfassen, so können wir folgende Punkte als besonders wichtig herausstellen:

1. In Norddeutschland sind nur die Edel- oder Peipusmaräne und die große oder Madümaräne vorhanden. Sie entsprechen den Blau- und Sandfelchen der Voralpenseen. Die gleichen Arten finden sich mit größter Wahrscheinlichkeit auch in Finnland, Skandinavien, Dänemark, England, Schottland und Irland.
2. Gangfisch und Kilch treten in Norddeutschland bestimmt nicht auf, obgleich geeignete Gewässer zum mindesten für den ersteren vorhanden wären und er sich in ihnen hätte halten können, wenn er einmal eingebürgert gewesen wäre. Beide Arten sind auch in britischen und irischen Seen nicht nachweisbar, wohl aber kann mit der Anwesenheit des Gangfisches in Norwegen gerechnet werden und ich nehme als ziemlich sicher an, daß dieser Fisch in Finnland vorkommt, wo zu ihm wie im westlichen Rußland noch der vierte unserer Coregonen, der Kilch, hinzutritt.
3. In Norddeutschland nimmt die Häufigkeit der kleinen Maräne und ebenso die der Edel- und großen Maräne von Osten nach Westen zu ganz entschieden ab. Diese Tatsache ist nicht nur in der limnologischen Eigenart der Gewässer begründet. Geeignete Seen würde es auch noch im westlichen Deutschland geben, obgleich es sich nicht leugnen läßt, daß solche in größerer Zahl im östlichen liegen.
4. Gangfisch und Kilch werden ebenfalls von Osten nach Westen zu seltener. Es ist daher anzunehmen, daß alle vier Arten aus dem Osten oder Nordosten stammen. Vielleicht liegt das Ausbreitungszentrum im nordöstlichen Rußland, wo, nach der Literatur zu schließen, heute noch der größte Reichtum an morphologisch und biologisch verschiedenen Typen vorhanden ist.
5. Im Voralpengebiet ist eine Häufung der Vorkommen im Osten nicht festzustellen, wohl aber läßt sich zeigen, daß hier genau wie im Norden die Ausbreitung sich nur im ehemaligen Vereisungsgebiet hält und daß die Flüsse Rhein, Rhone und Donau, die zudem zeitweilig miteinander in Verbindung gestanden haben, als Wander- und Zubringerstraßen von größter Wichtigkeit gewesen sind.
6. Die Rhone kann unmöglich die Coregonen als erste empfangen haben und ebenso schaltet der Rhein aus, da im westlichen Norddeutschland die beiden Alpenarten *C. macrophthalmus* und *acronius* fehlen und auch

wahrscheinlich nie vorhanden waren. Selbst in die Donau können die jetzigen voralpinen Arten direkt von Norden her aus Mitteldeutschland nicht gelangt sein, da geeignete, die Mittelgebirgskette durchbrechende Wasserstraßen nicht vorhanden waren und das nordische und alpine Vereisungsgebiet zu weit von einander getrennt waren.

Das sind Tatsachen, um die man schwer herumkommen wird. Vom nördlichen Verbreitungsgebiet müssen die südlichen Formen sich abgezweigt haben. Etwas anderes ist nicht denkbar. Wenn der Marsch aus Mitteldeutschland direkt nach Süden über die Mittelgebirge hinweg nicht möglich war, dann muß die Pforte für die Einwanderung anderswo gelegen haben. Eine solche scheint mir aber tatsächlich vorhanden zu sein.

Früher schon hatte ich darauf aufmerksam gemacht, daß an einer Stelle der Mittelgebirge die zur Ostsee abwässernden Flußläufe ohne allzu hohe Barriere von den nach Süden der Donau zueilenden Flüssen getrennt sind. Diese Stelle liegt im Osten im Bereich der Sudeten: March und stille Adler führen nach Süden zur Donau, die Glatzer Neiße nach Norden zur Oder und beide sind in ihren Quelladern nur durch eine wenige km breite und nicht übermäßig hohe Schwelle getrennt. Die Überwindung dieses Hindernisses ist vielleicht in der Nacheiszeit oder noch im letzten Interglazial möglich gewesen, zumal Vorbedingungen gegeben waren, die anderwärts nicht vorhanden waren.

1. Reichten während der großen Vereisung, der Rißeiszeit, die nordischen Eismassen nicht nur bis an den Sudetenrand heran, sondern in deren nördlichem Teil sogar bis in diese selbst hinein. Anderwärts ist das nordische Vereisungsgebiet weit von den Mittelgebirgen getrennt.
2. Haben im Riß-Würm-Interglazial im Gebiet des Glatzer Kessels zwischen Wartha und Camenz ausgedehnte Stauseen bestanden (Friedrich 1904, 1905, Leppla 1900).

Wenn nun auch nach Zeuner (1928) die jüngste Vereisung Schlesiens „keinesfalls weiter als bis zum Trebnitzer Höhenzug nördlich von Breslau vorgedrungen" ist, so war doch im Riß-Würm-Interglazial den nordischen Wanderern Gelegenheit gegeben, bis in den Glatzer Kessel vorzustoßen und hier in den Stauseen das folgende Würmglazial zu überdauern oder aber sogar das letzte Hindernis zu überwinden und in das Donausystem zu gelangen und in den alten von der Rißeiszeit gebliebenen Staubecken sich zu halten.

Leider sind wir noch nicht genau darüber unterrichtet, wie in der fraglichen Zeit die Terrainverhältnisse dieser Schwelle waren. Zeuner und andere haben darauf hingewiesen, daß im Bereiche des Glatzer Kessels Krustenbewegungen im Diluvium stattgefunden haben und daß diese auch heute noch andauern. Vielleicht war der Niveauunterschied gar nicht so groß wie heute, so daß die Passage vom Oder- zum Donausystem für die Coregonen leicht möglich war. Es muß dem Geologen und Stratigraphen überlassen bleiben, hier Klarheit zu schaffen, ob die von mir angenommene Wanderstraße für die Renken bestand. Ich sehe jedenfalls vorläufig keine

andere Möglichkeit. War die schmale Stelle am Glatzer Schneeberg überwunden, dann war der weitere Weg für die Renken frei. Sobald die March erreicht war, war die Invasion der Stauseen am Alpenrande nur noch eine Frage der Zeit.

Wenn die Entscheidung der Stratigraphen günstig für mich ausfallen würde, dann würde die oben angeführte Anschauung Thienemann's doch zutreffen. Die vier Alpenarten würden dann zwar nicht direkt von Norden her gekommen sein und auch das Interglazial nicht in Mitteldeutschland überdauert haben, aber der Zeitpunkt der Einwanderung würde stimmen und ebenso die Trennung von der Zwergmaräne. Letztere würde sich viel später auf den Marsch gemacht haben, in einer Zeit, als der Weg zu den alpinen Staubecken bereits nicht mehr gangbar war, d. h. also nach dem letzten Eisvorstoß.

Angeführte Schriften.

Berg, L. S., 1932: Übersicht der Verbreitung der Süßwasserfische Europas. Zoogeographia, 1., S. 107–208.

Berger, Fr., 1931: Diluviale Stratigraphie und Tektonik im Gebiete der oberen Neiße und der Steine. Mit einem Beitrag zur Schotteranalyse. Jahrb. preuß. geol. Landesanstalt, 52, S. 177–244.

Bertalanffy, L. von, 1934: Untersuchungen über die Gesetzlichkeit des Wachstums. Arch. Entw.-Mechanik, 131, S. 613–652.

Bloch, M. E., 1779: Naturgeschichte der Maräne. Beschäftig. Berliner Ges. naturf. Freunde, 4, S. 60–94.

Bohmann, L., Engländer, H., Untersuchungen über die Ertragsfähigkeit einiger Seen

Froese, H., u. s. w., 1939: Oberbayerns. Intern. Rev. ges. Hydrob., 39, S. 547–599.

Domratscheff, P. T., 1923: Über die Verbreitung der Kleinen Maräne und des Stints im Zusammenhang mit den Fischperspektiven im Seerayon. Russ. Hydrob. Ztschr., 2, S. 115–123.

Ekman, Sv., 1922: Djurvärldens utbredningshistoria på Skandinaviska halfön. Stockholm, A. Bonnier.

Ford, E., 1933: An account of the Herring investigations conducted at Plymouth during the years 1924–1933. Journ. Mar. Biol. Assoc. 19.

Freidenfelt, T., 1933: Untersuchungen über die Coregonen des Wenersees. Intern. Rev. ges. Hydrob., 30, S. 49–163.

Friedrich, E. G., 1904: Exkursion in das Becken des alten Stausees zwischen Wartha und Camenz. Ztschr. deutsch. geol. Ges., 56.

" 1905: Die glazialen Stauseen des Steinetales bei Möhlten und des Neißetales zwischen Wartha und Camenz. Diss. Breslau 1905. Ztschr. Ges. Erdk. Berlin 1906.

Gams, H., 1924: Aus der Geschichte der Fauna und Flora am Bodensee. Schr. d. Ver. f. d. Geschichte des Bodensees, 53, S. 77.

Günther, A., 1866: Catalogue of the fishes in the British Museum. Vol. 6.

Halbfaß, W., 1922: Die Seen der Erde. Erg.-Heft 185 zu Petermanns Mitt. Gotha.

Heller, C., 1871: Die Fische Tirols und Vorarlbergs. Ztschr. Ferdinandeum Innsbruck.

Huitfeldt-Kaas, H., 1927: Studier over Aldersforholde og Veksttyper hos norske Ferskvannsfisker. Oslo.

Järvi, T. H., 1928: Über die Arten und Formen der Coregonen s. str. in Finnland. Finlands fiskerier, 10, S. 1—259.

„ 1940: Über den Maränenbestand im Pyhäjärvi. Finlands Fiskerier, 14, S. 1—86.

„ 1943: Zur Kenntnis der Coregonen-Formen Nord-Finnlands insbesondere des Kuusamo-Gebietes. Finlands Fiskerier, 18, S. 1—91.

Kulmatycki, W. J., 1928: Beiträge zur Kenntnis der Coregonen Polens. Arch. Hydrob., 19, S. 37—49.

„ 1927: Studien an Coregonen Polens. Arch. Hydrob. Suwalki, 1/2, 1926/27, S. 275—375.

Lacépède, B. G. E., 1803: Histoire naturelle des poissons. t. 5, Paris 1803.

Leppla, A., 1906: Zur Frage des glazialen Stausees im Neißetal. Ztschr. deutsch. geol. Ges., 1906.

Malmgren, A. J., 1863: Kritisk Ofversigt af Finlands Fisk-Fauna. Akad. Afhandl. Filos. Fakult. Helsingfors.

„ 1864: Kritische Übersicht der Fisch-Fauna Finnlands. Arch. Naturg., 30, S. 259—351.

Nilsson, S., 1855: Skandinavisk Fauna. Fjärde delen. Fiskarna. Lund.

Nümann, W., 1940: Untersuchungen über die Biologie einiger Bodenseefische in der Uferregion und den Randgebieten des freien Sees. Ztschr. f. Fischerei, 37, S. 637—688.

Odenwall, E., 1928 29: On the classification of the various forms of Coregoni s. str. of northern Europe. Mem. soc. fauna flora fennica, 1928/29, S. 116—125.

Otterström, C. V., 1912-1917: Danmarks Fauna. Fisk. Helt 11, 1912, 15. 1914, 20, 1917

„ 1922: Heltling (*Coregonus albula* L.) og Helt (*Coregonus lavaretus* L.) in Danmark. Undersögelser af de ferske vandes fiskeriforhold (II). Beretning til Landbrugsministeriet.

Peters, W., 1874: Über eine neue Art von Maränen, *Coregonus generosus*, aus der Mark Brandenburg. Monatsber. kgl. Akad. Wiss. Berlin, 1874, S. 790-793.

Poljakow, I. S., 1874: Über die Felchen (*Coregonus*-Arten) der nordrussischen Seen. Arb. d. St. Petersburger Naturforscher Ges., 5, S. 29-31.

Pütter s. W. Ludwig, 1929: Vergleichende Untersuchungen über Wachstumsgesetze. Biol. Centralbl., 49, S. 735.

Regan C. T., 1908: A revision of the british and Irish fishes of the genus *Coregonus*. Ann. Mag. Nat. Hist. (8), 2, p. 482—490.

„ 1911: The freshwater fishes of the British Isles. London.

Scheffelt, E., 1925: Der Kilch des Bodensees. Allg. Fischerei-Ztg., 50, S. 164—167.

Seligo, A., 1908: Hydrobiologische Untersuchungen IV. Das Wachstum der kleinen Maräne. Mitt. westpr. Fisch. Ver., 20, S. 20—51.

Siebold, C. Th. E. von, 1858: Über den Kilch des Bodensees. Ztschr. wiss. Zool., 9, S. 295—299.

„ 1863: Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Leipzig 1863.

Smitt, F. A., 1882: Schematisk framstallning af de i Riksmuseum befintliga laxartade fiskarnas slägtskaps förhållanden. Ofversigt k. Vitensk. Akad. Forhandl., 39, p. 31—40.

„ 1886: Kritisk Förtekning öfver de i Riksmuseum befintlige Salmonider. K. Svens a Vet.-Akad. Handlingar, 21, Nr. 8.

„ 1892—1895: Skandinaviens fiskar. Stockholm.

Thienemann, A., 1920: Om forekomsten af *Coregonus generosus* Peters i Tjele Langsö. Ferskvandsfiskeribladet, Nr. 19.

„ 1921: Über einige schwedische Coregonen nebst Bemerkungen über die Systematik der Gattung *Coregonus* u. die Wege und Ziele der künftigen Coregonenforschung. Arch. Naturg., 87, Abt. A, S. 170 – 195.

„ 1922: Weitere Untersuchungen an Coregonen. Arch. Hydrob., 13, S. 415 - 447.

„ 1926: Die Süßwasserfische Deutschlands. Eine tiergeographische Skizze. Handb. Binnenfischerei von Demoll-Maier, S. 1 – 32.

„ 1928: Über die Edelmaräne und die von ihr bewohnten Seen. Arch. Hydrob., 19, S. 1—36.

Thompson, W., 1835: Lough Neagh Coregons. Proc. zool. Soc. London, 3. p. 77—78.

Cuvier et Valenciennes, 1848: Histoire naturelle des poissons, Paris.

Yarrell, W., 1841: History of british fishes, 2d Edit., London.

Wagler, E., 1933: Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes. VII der Kilch des Bodensees. Intern. Revue ges. Hydrob., 30 S. 1—48.

„ 1937: IX. Die Systematik der Voralpencoregonen. Intern. Revue ges. Hydrob., 35, S. 345—446.

„ 1938: X. Die Bewirtschaftung der Coregonenseen. Intern. Revue ges. Hydrob., 37, S. 1 – 130.

„ 1936: Die Länge der Fische als Funktion des Alters. Allg. Fischerei-Ztg., 61, S. 51—54.

„ 1941: Die Lachsartigen *(Salmonidae)* II. Teil. Die Coregonen. Handb. Binnenfischerei von Demoll-Maier, III, S. 397—501.

Zeuner, Fr., 1928: Diluvialstratigraphie und Diluvialtektonik im Gebiet der Glatzer Neiße. Diss. Breslau.

Zschokke, Fr., 1933: Die Parasitenfauna der Gattung *Coregonus*. Revue suisse de Zoologie, 40, S. 559 - 634.

Erklärung zu Tafel 1

Fig. 1—3 Schuppen von Maränen aus dem Mjösen nach Huitfeldt-Kaas 1927 Abb. 13—15
Fig. 1 „normaltvoksende Sik"
Fig. 2 „langtsomvoksende Sik"
Fig. 3 Lagesild = kleine Maräne.

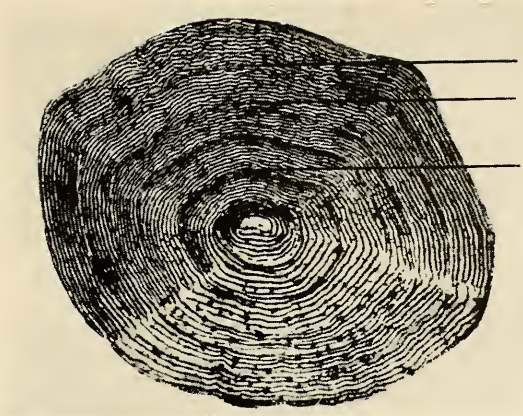


Fig. 1

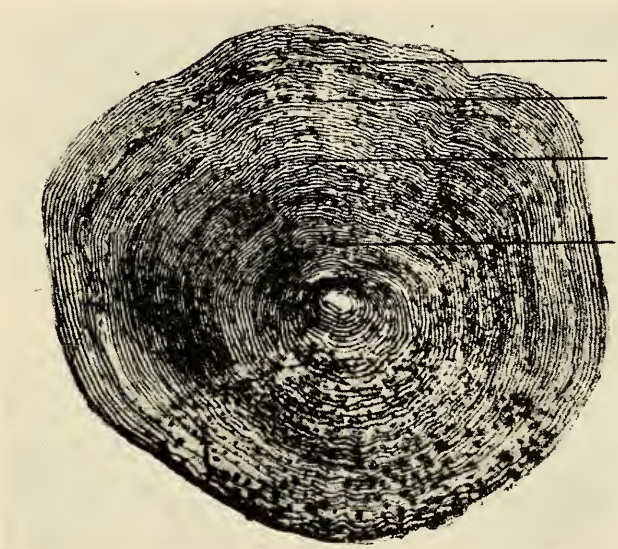


Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Erklärung zu Tafel 2

Fig. 4 Kopf des *C. fera* inarensis n. Järvi 1929 Taf. 4 Abb. 20.
Fig. 5 Kopf des *C. acronius* v. Rapp n. Wagler 1933.

Erklärung zu Tafel 3

Fig. 6 Kiemenreusen des *C. fera inarensis* n. Järvi 1928 Taf. 10 Abb. 45.
Fig. 7 Kiemenreusen des *C. acronius* v. Rapp n. Wagler 1933.

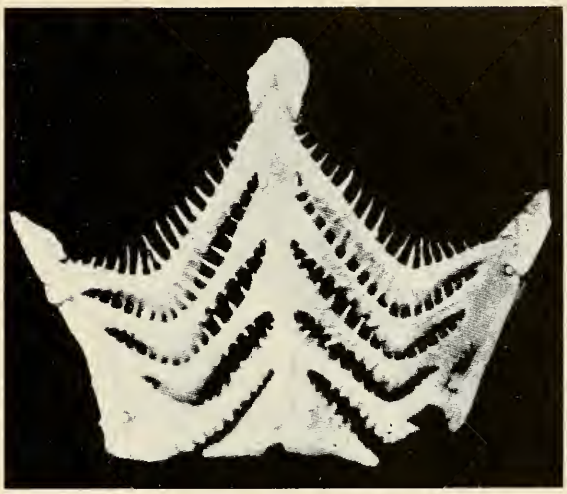


Fig. 6

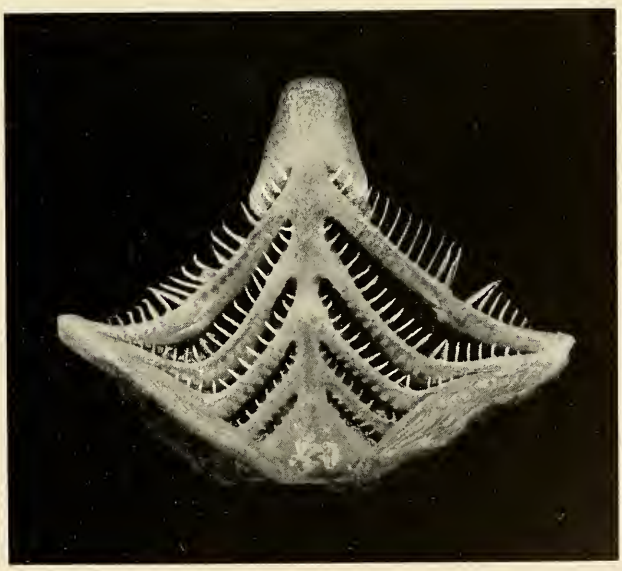


Fig. 7

Fig. 8

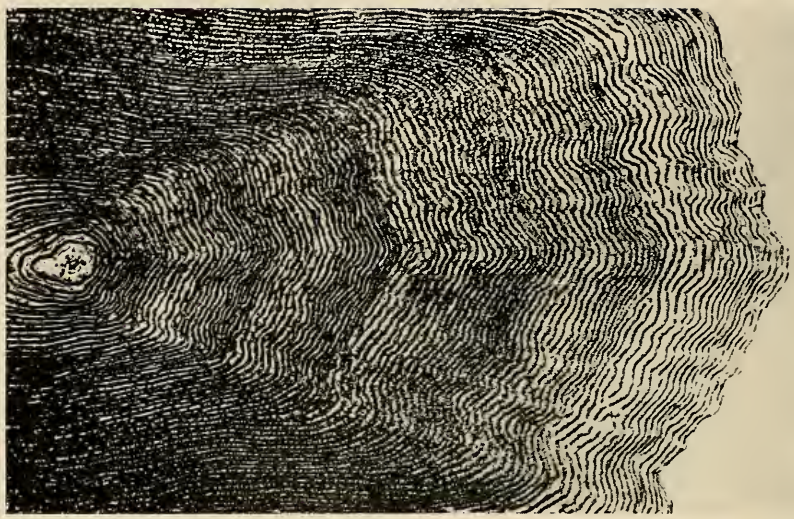
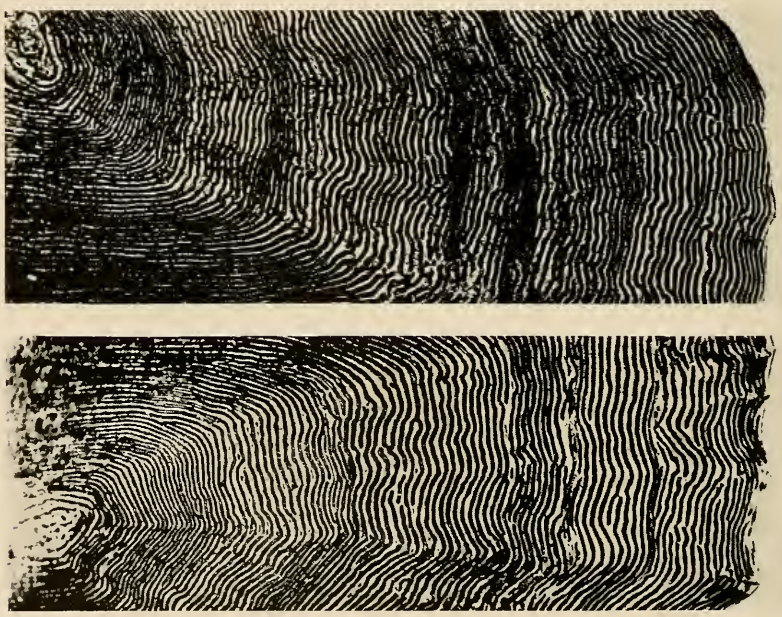


Fig. 9



Erklärung zu Tafel 4

Fig. 8 Schuppe des *C. fera inarensis* n. Järvi 1928 Taf. 20 Abb, 75.
Fig. 9 Schuppe eines Sik vom Pyhäjärvi n. Järvi 1940 Abb. 35/36.

Erklärung zu Tafel 5

Fig. 10 Schuppe eines Sik vom Leppäjärvi n. Järvi 1928 Abb. 98.
Fig. 11 Schuppe eines Sik vom Leppäjärvi n. Järvi 1928 Abb. 104.

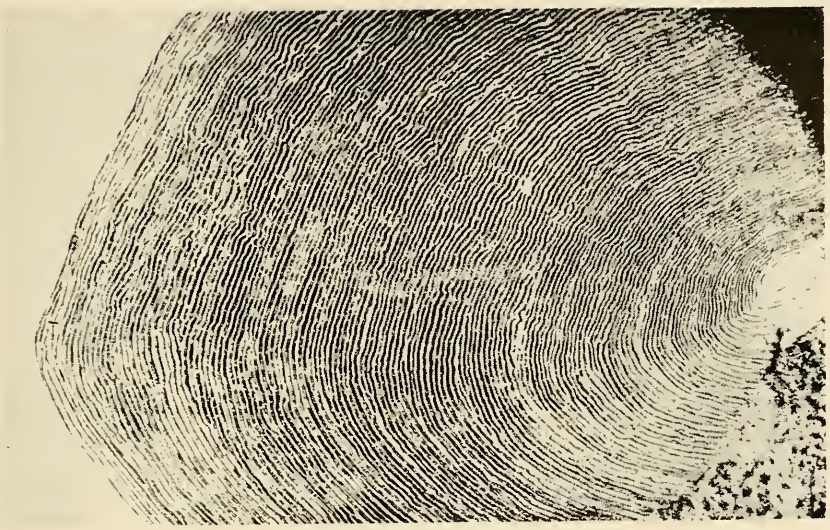


Fig. 11

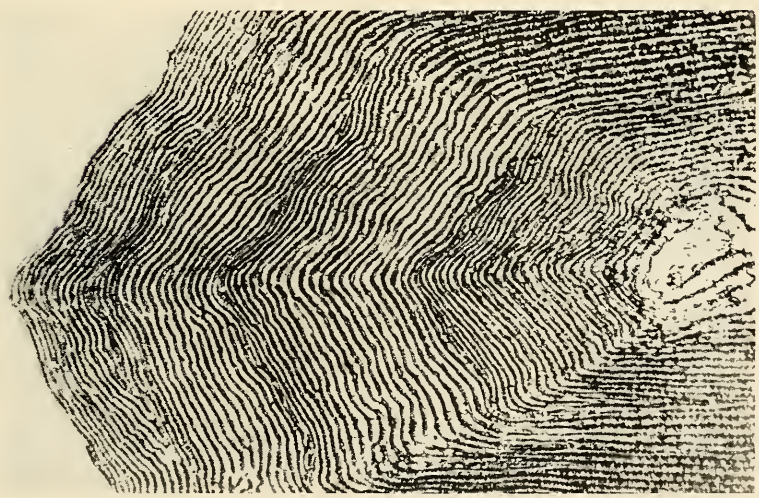


Fig. 10

Fig. 12

Fig. 13

Erklärung zu Tafel 6

Fig. 12 Kopf eines Sik aus dem Toranki n. Järvi 1943 Taf. 14 Abb. 25.
Fig. 13 Kopf des *C. fera* Jurine vom Bodensee.

Erklärung zu Tafel 7

Fig. 14 Schuppe eines Sik aus dem Toranki n. Järvi 1943 Taf. 21 Fig. 38.
Fig. 15 Kopf eines Sik aus dem Kerojärvi n. Järvi 1943 Taf. 15 Abb. 26.

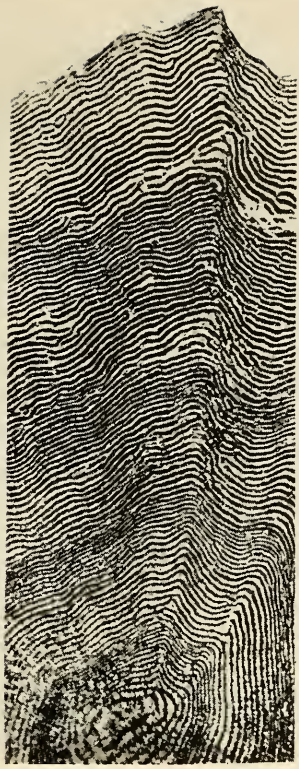


Fig. 14

Fig. 15

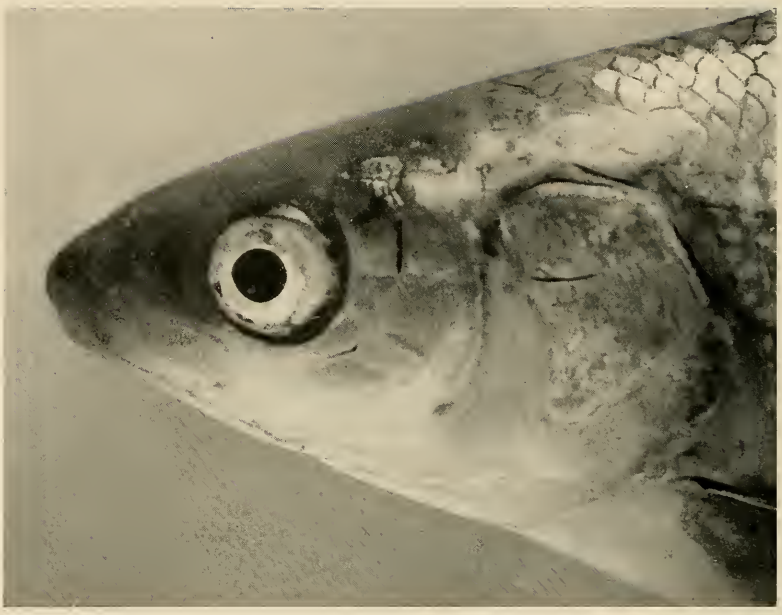


Fig. 16

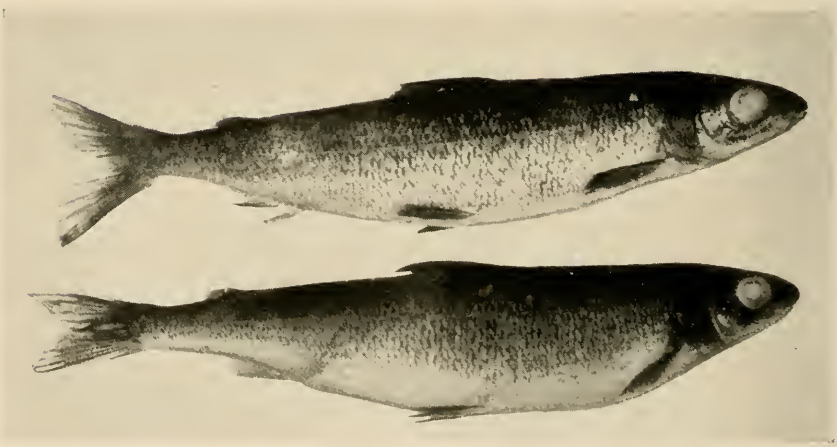


Fig. 17

Erklärung zu Tafel 8

Fig. 16 Kopf des *C. wartmanni* Bloch vom Walensee (Schweiz).
Fig. 17 Sik aus dem Kovajärvi n. Järvi 1943 Taf. 16 Abb. 29.

S-ES-M

VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG
MÜNCHEN

Hans Krieg

Tierpsychologische Beobachtungen in Südamerika

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
MAR 27 1950
HARVARD
UNIVERSITY

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 1	S. 63–96	München, 1. Januar 1950.

Tierpsychologische Beobachtungen in Südamerika

Von Hans Krieg

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
MAR 27 1950
HARVARD
UNIVERSITY

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
MAR 27 1950
HARVARD
UNIVERSITY

I.

Das Meideverhalten.

Die psychisch-nervöse Differenzierung ist zweifellos nicht anders aufzufassen als die somatische, mit der sie eine Einheit bildet. Über die Taxien bezw. Reflexe hinaus kommen im Laufe der Evolution immer mehr gewisse Fähigkeiten des zentralisierten Nervensystems zur Geltung, deren Wesen darin liegt, daß sie zwischen jenen Verbindungen herstellen können (nicht müssen), wodurch die Abläufe koordiniert und von Fall zu Fall im Sinne einer sich bewährenden Zweckmäßigkeit gesteuert werden. Die höchsten Grade dieser Steuerung imponieren als Erfahrungsverwertung und Einsicht, als Erzeugnisse assoziativer Vorgänge im Großhirn. Wie sie zustande kommen, wissen wir noch nicht; wir sind geneigt, sie als etwas zu betrachten, das sich gewissermaßen als etwas ganz Neues und Heterogenes, als höhere Instanz über die Grundorganisationen gesetzt hat. Diese Meinung ist aber zweifellos falsch. Auch ihr Zustandekommen vollzieht sich, wie das aller Spezialisierungen, phylogenetisch und ontogenetisch fließend im Sinne einer allmählichen Evolution; sie wachsen aus den Grundelementen heraus oder entstehen als deren Zusammenschluß. Ich begnüge mich mit dieser vorsichtigen und allgemeinen Formulierung, ohne mich auf die Diskussionen einzulassen, welche durch die verschiedenen Auffassungen der Psychologen hervorgerufen worden sind.

Es soll hier nur von der Reaktion auf unlustbringende Reize die Rede sein.

Unlustbringend oder unlustbetont nennen wir Reize, welche entweder die innere (hormonale) oder die äußere (umweltbezogene) relative Harmonie eines Organismus stören. Er reagiert auf sie grundsätzlich damit, daß er sich aus dem Reizbereich zurückzuziehen versucht. Diese Gundreaktion hat mit der Organisationshöhe des Nervensystems nichts zu tun, also auch nichts mit der Erfahrung oder Einsicht oder Assoziation. Sie gilt für irgendein Säugetier wie für einen Regenwurm oder eine Amöbe. Der Unterschied besteht nur darin, daß im differenzierteren Fall die Grundreaktion nicht mehr nackt, einfach und allgemeingültig zutage tritt, sondern unter dem Zwange spezialisierender Beschränkungen eingeengt und damit selektorisch (scheinbar) verstärkt, durch Querverbindungen mit anderen Reaktionen verkettet, durch hormonale Antagonismen umgeschaltet, sowie durch Erfahrung (und im höchsten Falle durch Einsicht) kontrolliert und bevormundet werden kann. Dabei können alle diese Einflüsse in allen nur denkbaren Arten der Kombination zur Wirkung kommen.

Wenn ich hier nur Beispiele aus der Tierwelt Südamerikas anführe, so bin ich dafür eine Erklärung schuldig. Ich halte es für gut, die (einzig zuverlässigen) Feststellungen des tierpsychologischen Experimentes,

das ja neuerdings mit großer Intensität betrieben wird, immer wieder durch Berichte über freilebende Tiere zu ergänzen, bei welchen ja die Komplexheit der Verhaltensursache nur ausnahmsweise zu exakten Definitionen führt (wie z. B. bei den Beobachtungen Lavens und O. Köhlers am Sandregenpfeifer); auch hoffe ich, daß manchen Kollegen gerade das Verhalten südamerikanischer Tiere von Interesse ist, nicht weil es irgendetwas prinzipiell anderes lehren könnte als die Beobachtungen an Tieren anderer Gebiete, sondern nur deshalb, weil nun einmal nur wenige von uns Gelegenheit haben, sich jahrelang mit Tieren südamerikanischer Wildbahn zu beschäftigen. Daß ich gerade die Reaktion auf unlustbringende Reize herausgreife, liegt ganz einfach daran, daß sie am häufigsten zu beobachten sind, denn in der Regel wirkt ja der Mensch selbst auf die Tiere der Wildnis, besonders die größeren unter ihnen, als unlustbringender Faktor.

Bei genauerer Betrachtung ist das Meideverhalten nie ganz einheitlich, sondern besteht aus mehreren Akten, welche wie Glieder einer Kette aufeinander folgend ein Instinktverhalten ergeben[1]). Man wird zum Beispiel bei überraschendem Eintreten einer Störung an einem Spießhirsch *(Mazama)* stets folgende Akte feststellen: Schrecksekunde — rasche Flucht — Sichern — Weiterflucht (je nach dem Ergebnis des Sicherns rasch oder langsam) — Einschieben in eine Deckung gegen Sicht; und je nach der Intensität, Art oder Dauer des Reizes wird die artliche Reaktionskette ihre Akzente auf verschiedenen Gliedern der Kette haben oder die Reihenfolge der Glieder wird verschieden sein. Wird der normale Ablauf der Reaktionskette irgendwie behindert, so springen für sie oder für einzelne ihrer Glieder zuweilen andere Reaktionen ein, welche dem Bestande stammesgeschichtlich älterer oder — was auf dasselbe herauskommt — jugendlicher, beim erwachsenen, artlich voll differenzierten Tier sonst durch wirksamere ersetzter Verhaltensweisen entstammen. Ich will darauf in einem besonderen Kapitel eingehen. Auch das Erkundungsverhalten will ich getrennt besprechen, denn es ist nicht eine Form oder ein Teil des Meideverhaltens, sondern leitet dieses nur ein, kann aber auch zu lustbetonten oder neutralen Eindrücken führen.

Das Grundverhalten des Meidens kann in sein scheinbares Gegenteil umschlagen, nämlich in die Gegenwehr. Dieses Umschlagen ist umso eher zu erwarten, je mehr die betreffende Art über dabei wirksam einsetzbare Mittel verfügt; dabei zeigt sich in der Regel, daß diese Mittel nicht primäre Verteidigungsmittel sind, sondern daß sie in engster Beziehung zur Lebensfristung oder Fortpflanzung stehen. Daß sie unter Umständen in den Instinkthandlungen der Meidung auftreten, beweist nur, daß sie bei gewissen Situationsreizen auch in diese als Glieder einer Reaktionskette eingeklinkt werden können. Niemand wird bezweifeln, daß der Schnabel einer Gans oder eines Papageis in erster Linie ein Instru-

[1]) Ich folge damit der Definition von K. Lorenz.

ment des Nahrungserwerbs, des Nestbaues und vielleicht der Kosmetik ist, und daß es Gänse und Papageien gibt, welche kaum in die Lage kommen, ihn als Waffe gebrauchen zu müssen. Tritt diese Lage aber ein, so übernimmt er diese Funktion mit reflektorischer Selbstverständlichkeit. Wir können hier geradezu von einem „Übersprung" im Sinne Tinbergen's reden, sind uns aber bewußt, dabei diesen Ausdruck über die üblichen Begriffsgrenzen hinaus zu gebrauchen.

Wie viele Übersprunghandlungen haben auch die zu besprechenden den Charakter einer Verwendung als Ersatz für das Glied einer Instinktkette oder eines ganzen Instinktverhaltens, welches aus irgend einem Grunde blockiert ist. Die Ursache der Blockierung kann endokriner oder traumatischer Natur sein oder sie kann in der Besonderheit äußerer Umstände liegen, welche dann vielleicht wiederum zum Anlaß endokriner Schürzungen wird, welche das Grundverhalten sperren.

Letzten Endes ist der Unterschied zwischen dem Meideverhalten und dem Verhalten der Gegenwehr nicht ganz scharf, insofern als auch die Gegenwehr der Neutralisierung eines Unlustreizes dient, also eine Äußerungsform der Meidetendenz darstellt.

Die zweifellos und unmittelbar endokrin bedingte Umschaltung des Meideverhaltens in ein Verhalten der Gegenwehr bezw. des Angriffes ist — von pathologischen Fällen ganz abgesehen — außerordentlich sinnfällig. Geschlechtstrieb und Brutpflegetrieb sind allgemein bekannte Ursachen für die Blockierung des Meideverhaltens, welche zuweilen zu einem Nichtbeachten oder Nichtbemerken der Störung, meist aber zu aktiver Abwehr führt. Brünstige Männchen machen ja oft genug geradezu einen apperzeptorisch gelähmten, gewissermaßen vergifteten Eindruck, der dann bei Erreichung einer bestimmten Reizschwelle in einen Zustand blinder Wut übergehen kann. Brünstige männliche Cerviden sind leichter anzupirschen als nichtbrünstige und werden oft nur von den bei ihnen befindlichen Weibchen, welche viel weniger brunftbetrunken sind, vor Gefahren gewarnt oder bei der Flucht mitgerissen. Aber es kommt gar nicht selten vor, daß sie plötzlich in ganz unmotivierter Weise irgend etwas, einen Menschen, ein Tier, einen Wagen, angreifen, wobei es sich allerdings wohl meist um einen Scheinangriff handelt, das Tier also im letzten Augenblick umschwenkt und jäh die Flucht ergreift. Der Angriff kann also durch Erkennen gehemmt werden. Dieses Verhalten ist mir vom Sumpfhirsch *(Odocoileus dichotomus* Ill.*)* bekannt geworden. (In der Heimat habe ich es beim Rehbock erlebt, beim Rothirsch scheint es nicht selten zu sein.) Sehr bekannt ist in allen Gegenden, wo Kaimane häufig sind, daß brünstige Kaimanmännchen zuweilen in höchster Erregung röhrend Lagerfeuer überrennen. Sehr viel häufiger läßt sich beobachten, daß vom Brutpflegetrieb beherrschte Tiere Störungen durch (meist nicht ganz durchgeführte) Angriffe beantworten. Auch hier ist die endokrine Bedingtheit des Verhaltens sicher. Ich selbst habe mehrmals erlebt, daß Kaimanweibchen, die ihr Gelege oder ihre frisch geschlüpften Jungen bewachten, mich oder

einen meiner Begleiter angriffen. Einmal machte eine Jaguarundi- *(Herpailurus-)* Kätzin, welche ihr Geheck in der Nähe hatte, heftige und andauernde Scheinangriffe. Dieses Verhalten ist auch vom sonst recht scheuen Puma und vom Jaguar bekannt. Im übrigen kann man es ja bei jeder Dorfgans erleben. Daß fast immer der Mensch das Objekt des Angriffes zu sein scheint, liegt natürlich daran, daß nur er gleichzeitig der Berichterstatter sein kann.

Die meisten Fälle einer Blockierung und Umschaltung des Meideverhaltens kommen dann zustande, wenn das normale Verhalten unmöglich ist, sei es, daß der störende Reiz auf nahe Distanz mit der Wucht der Überraschung einsetzt und einer „milden" Reaktion keine Anlaufzeit gewährt, sei es, daß diese Reaktion mechanisch behindert ist. Wie ein erschreckter Hund sogar seinen Herrn beißt, weil eben das Beißen seine beim Nahrungserwerb täglich geübte „billigste" Reaktion ist, so handeln alle Raubtiere im Sinne der „billigsten", für ihr Wesen am meisten typischen und für ihre Lebensfristung wichtigsten Reaktion, nämlich des Angriffes, sobald die Plötzlichkeit und Stärke eines Reizes ihnen keine Möglichkeit läßt, anders als reflektorisch zu reagieren. Die Überraschungs-Reaktion verrät sozusagen am besten die wahre Natur eines Tieres. Diese reflektorische Reaktion schafft erst den psychischen Abstand von der Störung, welchen das vielfach schon mit Erfahrungsengrammen belastete Meideverhalten braucht, um anlaufen zu können. Ein Jaguar wird auf einen jähen Schreck stets zunächst durch einen befreienden Angriff antworten, bei irgendeinem wehrlosen Pflanzenfresser dagegen werden die Meidehandlungen meist unmittelbar einsetzen.

Ein Ersatz des Meideverhaltens durch ein Abwehr-Verhalten kann ferner durch räumliche oder traumatische Behinderung erzwungen werden. Ich kann mir wenige Wirbeltiere denken, welche nicht, werden sie am Ausweichen oder an der Flucht verhindert, zu Abwehrmitteln griffen, die sie sichtlich dem Arsenal ihrer billigsten Alltagshandlungen der Ernährung, Reinhaltung oder auch der Defäkation entlehnen; ähnliches ist ja vom Balzverhalten vieler Vögel bekannt (Heinroth, Lorenz). Zwischen dem Abwehrbiß einer Eidechse oder eines kleinen Nagers und dem wütenden Sprung einer gestellten Wildkatze ist kein prinzipieller Unterschied, und wenn ein Jaguar, welcher durch Verwundung zum normalen Meideverhalten unfähig geworden ist oder bei dem der Schmerz eines Knochenschusses dieses Verhalten psychisch blockiert, sich durch einen (meist durch einen Fluchtversuch gefolgten) Gegenangriff psychisch und räumlich Luft macht, so tut er nichts anderes als ein angeschossenes Bisamschwein, das um sich beißt, oder ein verwundeter Sumpfhirsch, der mit Geweih oder Läufen einen Feind „mutig" zu vertreiben sucht, oder eine Wildkatze oder ein Fuchs, welche wütend das sie festhaltende Eisen mit den Zähnen bearbeiten.

Solche durchaus zweckhafte, aber durch starke Erregtheit als Nothandlungen charakterisierte Verhaltensweisen scheinen mir nun nahe ver-

wandt mit anderen, welche den Eindruck grotesker Sinnlosigkeit machen und wohl ohne Zögern als echte Übersprunghandlungen gedeutet werden können. Wenn einer Maus in der Falle jede Möglichkeit eines Meideverhaltens blockiert ist, so pflegt sie sich zu putzen oder am Köder zu fressen. Ich habe zum Tode verurteilte Menschen primitiven Charakters, welchen man unmittelbar vor der Exekution einen Laib Brot und eine große Kanne mit Kaffee hinstellte, sich wie heißhungrig auf ihre Henkersmahlzeit stürzen sehen, weil sie in der Aussichtslosigkeit ihrer Lage eben das Bedürfnis hatten, irgend etwas zu tun „als ob es einen Sinn hätte". Bei gefangenen Ozelots und Katzen der Gattung *Oncifelis* habe ich beobachtet, daß sie, hilflos in der Falle hängend, wütend die Ködertaube zerrissen; ein junger Brüllaffe, der sich wehrlos und fluchtunfähig unseren Versuchen ausgeliefert sah, biß in höchster Erregung in den Ast, auf dem er saß [1]), und ein eben gefangenes Borstengürteltier, das ich am Schwanze senkrecht über eine Schale mit Milch hielt, trank in seiner Hilflosigkeit hastig das ganze Gefäß leer. Bei vielen ganz verschiedenartigen Tieren habe ich beobachtet, daß sie im Zustande letzter Hilflosigkeit laut klagten, genau wie wir es vom Feldhasen kennen und zuweilen von Rehen mit Knochenschüssen hören, wenn man sich ihnen nähert. Frösche, welche von Hornfröschen oder Schlangen gepackt worden sind, klagen zuweilen laut und anhaltend, angeschossene Tapetis (*Sylvilagus*) klagen, wenn man sie aufnimmt; oft tun es auch angeschossene Cerviden (*Mazama, Pudua, Odocoileus*). Ihr Geschrei ist nicht als Hilferuf zu deuten, sondern nur als psychische Entspannungshandlung ohne eigentlichen Sinn, wie das entspannende Weinen, Wimmern, Seufzen oder Geschirrzerschlagen unbeherrschter Menschen oder das Schreien der Kleinkinder. Es ist ja bekannt, daß derartige Klagerufe manche natürlichen Feinde geradezu anlocken, und daß man sie z. B. bei der Jagd auf Füchse mit Erfolg nachahmt. Das gellende Geschrei, welches viele Vögel, ganz besonders Papageien und Corviden, die ja an sich lautfreudig sind, hören lassen, wenn man die Flügellahmen anfaßt, und das dem Jäger durch Mark und Bein gehende Jammergeschrei vom Baume geschossener Affen (bes. *Alouatta, Cebus, Callicebus*) schließt allerdings die Deutung als Hilferuf nicht aus, und tatsächlich konnte ich oft feststellen, daß es Artgenossen dieser sozialen Tiere in Erregung versetzte und manchmal herbeirief. Auch wirken ja die Klagerufe von Jungtieren oft wie Magnete auf die Mutter oder die Eltern oder auf alle Artgenossen und führen nicht selten zur Rettung aus den Fängen eines tierischen Feindes. Aber diese letzteren Beispiele zeigen nur, wie leicht eine Verallgemeinerung zu Trugschlüssen führen kann, weil ein und dasselbe Verhalten bei verschiedenen Tieren biologisch ganz verschiedene Effekte haben kann. Immerhin liegt die Vermutung nahe, daß die biologische Zweckmäßigkeit des Klagens auch dort, wo sie zweifellos vorliegt, vielleicht nur sekundärer Natur sein könnte.

[1]) Grzimek's „Radfahrer-Reaktion"

Es gibt Tierarten, welche bei Blockierung ihres normalen Meideverhaltens allem Anscheine nach kaum oder gar nicht fähig sind, an seine Stelle andere Instinkthandlungen zu setzen. Man darf dies aber weder mit vorübergehender Schrecklähmung verwechseln noch mit der resignativen Erschöpfung, welche bei manchen besonders lebhaft reagierenden Tieren nicht selten mit Herztod endet. Ich will, als Beispiel für viele, hier das Faultier *Bradypus* nennen. Es ist ein zu rascher Bewegung und Reaktion unfähiger Blattfresser und Kletterer mit langsamem, aber außerordentlich perseverantem Meideverhalten. An einem gefangenen Tier beobachtet man nur immer wieder die schildkrötenhafte Ausdauer seiner Fluchtversuche. Was soll es auch sonst tun? Bei ihm ist nicht nur, wie bei allen scharf einseitig spezialisierten Tieren, das Reaktionsrepertoire stark eingeengt, sondern die ihm verbliebenen Reaktionsmöglichkeiten sind zudem noch zur Abwehr oder wenigstens zum „Übersprung" denkbar ungeeignet. Es kann weder rasch zubeißen noch hat es Putzgesten, in die es hineinflüchten könnte, ja es hat nicht einmal die Fähigkeit, sich in der Erregung zu lösen, denn es steht unter dem Zwange einer physiologischen Kotretention (Wasserentzug im Enddarm). Seinen eigenartig pfeifenden Schrei stößt es, wie es scheint, nur in ganz bestimmten endokrinen Zuständen aus. Es bleibt ihm nur der Klammerinstinkt seiner langen und kräftigen Arme, und deren langsame, quetschende Beugung ist auch die einzige Bewegung, welche man bei einigem guten Willen als Abwehrhandlung deuten kann.

Eine extreme Erscheinungsform der Resignation ist bei Wirbeltieren die sogenannte Akinese, ein mehr oder weniger starrer Zustand absoluten Verzichtes auf Bewegung, doch ohne sensorische Lähmung. Ob man sie mit der Akinese der Gliederfüßer homologisieren darf, scheint fraglich; mit dem durchaus nicht akinetischen, sondern höchst bewegungsbereiten Zustand des Sichdrückens hat dieser Zustand nichts zu tun, ebensowenig mit dem, was ich einen Knockout-Zustand nenne (siehe Kap. VII). Es ist wahrscheinlich, daß der Akinese endokrine Verschiebungen zu Grunde liegen (Steiniger, Völgyes), und ich vermute, daß ihr beim Menschen die kataleptischen Zustände entsprechen, welche man bei Hysterie findet. Wir haben uns längst abgewöhnt, hinter allen Erscheinungen eine Zweckmäßigkeit zu wittern, und gerade bei der Akinese der Wirbeltiere schiene es mir gesucht, von einer solchen zu sprechen, obgleich nicht bestritten werden soll, daß sie unter gewissen Umständen das Leben eines Tieres retten kann (Warnke). Ich vermute, daß man die Akinese als ein totales Blockiertsein der Meide-Reaktion aufzufassen hat, und zwar im Sinne eines psychischen Traumas, gesetzt von einem übermächtigen Reizsturm.

Es ist nun noch einiges über das Meideverhalten an sich zu sagen. Ich habe es oben als Grundreaktion auf unlustbringende Reize bezeichnet. Es versteht sich von selbst, daß diese Grundreaktion sich je nach dem somatisch-physiologischen Spezialisationstyp einer jeden Tierart verschieden abspielt. Bald vollzieht sich die Meidung vorwiegend oder ausschließlich durch Laufen, bald durch Springen, Kriechen, Graben, Schwimmen, Flie-

gen, Sichdrücken, Sicheinrollen, Sichfallenlassen. Je nach der Vorherrschaft eines Sinnesorganes wird das Verhalten vorwiegend von optischen, olfaktorischen, akustischen oder taktilen Reizen ausgelöst, und je nach der Leitgeschwindigkeit der Nervenbahnen und der Umstellungsgeschwindigkeit und Intensität endokriner Faktoren wird es sich rasch oder langsam, je nach dem Differenzierungsgrad der zugeordneten Zentren stereotyp oder verschiedenartig vollziehen. Wie jede psychische Reaktionsnorm so bildet auch diese mit den körperlichen Eigenschaften eine geschlossene Einheit, und die Frage, ob sie deren Folge sei oder deren Voraussetzung, scheint mir müßig, weil sie beides ist oder, wenn man so will, keines von beiden.

Die prinzipiellen Unterschiede in der Methodik des Meideverhaltens sind ja beim Vergleich großer Anpassungskategorien deutlich genug. Ich brauche nur an das verschiedene Verhalten der meist großen, gradrückigen Huftiere und ihrer meist kleinen, rundrückigen Verwandten zu erinnern. Die Eigenschaft „groß" oder „klein" ist dabei nicht an sich ausschlaggebend, denn es kommt auf absolute Größe oder Kleinheit gar nicht an, sondern auf die Rolle, welche die Körpergröße inbezug auf die Besonderheiten des Lebensraumes und ihre Einpassung in sie spielt. Die sehr stattlichen aber rundrückigen Sumpfhirsche gehören (ebenso wie die größeren unter den *Rusa*-Arten der alten Welt) zum meist kleinen, rundrückigen Schlüpfertypus, verhalten sich also ähnlich wie der Zwerghirsch Pudu oder die Arten der ebenfalls südamerikanischen Cervidengattung *Mazama*, denn sie sind nicht Bewohner offener Savannen oder Steppen, sondern Dschungeltiere. Wie weitgehend verschieden aber das Verhalten bei Tieren ähnlicher Biotopgebundenheit sein kann, zeigt ein Vergleich zwischen Affen und Faultieren oder Eichhörnchen und Baumstachelschweinen, oder ein Vergleich von Affen der regsamen und vielseitigen Gattungen *Cebus* und *Ateles* einerseits und solchen der trägen, einseitig spezialisierten Gattung *Alouatta* andererseits: sie alle sind Baumtiere der Urwälder, aber die Art ihrer Verzahnung mit dem Lebensraum ist durchaus verschieden. Ein gutes Beispiel dafür, daß auch bei augenscheinlich naher Verwandtschaft ganz verschiedene Reaktionsnormen des Meideverhaltens sich entwickeln können, zeigen die Gürteltiere. Die gut grabenden Hartgürteltiere entziehen sich unangenehmen und heftigen Störungsreizen, wenn irgend möglich, durch rasches Eingraben, die schlecht grabenden, aber sehr rasch laufenden Weichgürteltiere stets durch Wegrennen bis zu geeignetem Unterschlupf, die im Graben und Laufen wenig geschickten Kugelgürteltiere durch Einrollen. Im Reaktionsrepertoire des großen Ameisenbären *(Myrmecophaga)* spielt das Meideverhalten eine ganz auffallend geringe Rolle. Die Beschaulichkeit seines Nahrungserwerbs und die Tatsache, daß er vor natürlichen Feinden (d. h. allen außer dem sinnlos mordenden Menschen) kaum etwas zu fürchten hat, erlauben ihm ein hohes Maß von Indolenz. Ich komme auf ihn an anderer Stelle (III. Kapitel) zurück.

Bisher war nur von Verhaltensweisen die Rede, welche ganz zweifellos im wesentlichen instinkthafter Art sind. Sie bilden stets gewissermaßen

das artliche Grundschema, und bei vielen Tieren, besonders solchen mit geringer psychischer Differenziertheit oder körperlicher Agilität, kann man keine wesentlichen Abwandlungen dieses Grundschemas feststellen. Nun kann aber dieses Schema Veränderungen unterliegen, welche m. E. nicht ohne weiteres damit erklärt werden können, daß einzelne Phasen des Verhaltens aus der Verhaltenskette ausfallen oder in sie als eine Art von Übersprüngen eingeschaltet werden. Solche Veränderungen können durch Erfahrung hervorgerufen werden, aber auch durch eine Reihe von Erscheinungen, welche häufig mit Erfahrung (bezw. Lernen) falscherweise in einen Topf geworfen werden. Bierens de Haan nennt sie physiologische Reifung, Übung, Einfahrung und Gewöhnung. Reifung bedingt Verhaltenswechsel vom Jungtier zum Alttier nicht durch Übung oder Erfahrung, sondern einzig und allein dadurch, daß ontogenetische Jugendstadien (die in der Regel zugleich phylogenetische Frühstadien darstellen) im Laufe der artspezifischen Differenzierung durch „reife" Stadien ersetzt werden, und mit ihnen die der jeweiligen Entwicklungsstufe zugeordneten Verhaltensweisen. Beispiel: der flugunfähige Jungvogel drückt sich, der Altvogel fliegt weg. Dabei scheint mir nun die Feststellung wichtig, daß die scheinbar überwundenen Verhaltensweisen keineswegs auch potentiell verloren gehen, sondern unter gewissen Umständen wieder zutage treten (siehe III. Kapitel). Was das Moment der Übung betrifft, so scheint es mir am wenigsten problematisch, denn es bedeutet ja nur eine graduelle Verbesserung der Funktionen und damit eine Intensivierung, aber keine Veränderung des Verhaltens. Einfahrung und Gewöhnung sind kaum klar zu trennen. Sie werden am leichtesten mit Erfahrung verwechselt. Wenn, wie z. B. die berühmten Versuche von Yerkes an Regenwürmern gezeigt haben, Tiere die Stelle eines mehrfach wiederholten Unlustreizes meiden, ohne daß man bei der Einfachheit ihres Nervensystems an assoziative Vorgänge denken dürfte, liegt die Annahme nahe, daß die Meidereaktion nur darauf beruht, daß das ursprünglich reflektorische Verhalten auch ohne den Reiz eine Zeitlang beibehalten wird, weil es sozusagen einexerziert oder in den Nervenbahnen eingefahren ist. Der weitere Schritt zur Gewöhnung im eigentlich psychologischen Sinne ist — wenn man ihn überhaupt annehmen will — nur klein. Immerhin kann sich echte Gewöhnung in sehr verschiedener Weise äußern. Reize ich ein Kugelgürteltier (oder einen Igel) in kurzen Zeitabständen immer wieder, so stelle ich fest, daß seine Einrollungen allmählich weniger fest werden. Seine Reaktion wird stumpfer und geringer, und ich habe den Eindruck, als liege die Ursache dafür darin, daß die Unlustbetonung des Reizes dadurch abgeschwächt wird, daß die erwartete Folge des ersten Reizes, nämlich die weitere Behelligung auch nach der Einrollung, immer wieder ausgeblieben ist. Hier kann, meine ich, schon das Hereinspielen eines Erfahrungsmomentes angenommen werden. Dieses Verhalten entspricht dem ersten Schritt zur Zahmheit, welche ja oft als Abstumpfung in Erscheinung tritt, wobei diese Abstumpfung aber doch in der Regel eben dadurch zustandekommt, daß

dem unlustbetonten oder unlustanmeldenden Reiz nicht weitere Behelligung folgt. Wenn Tiere freier Wildbahn ihre Scheu vor dem Menschen weitgehend verlieren, „weil sie wissen, daß ihnen nichts geschieht", so liegt hier ohne Frage eine Abschwächung des Meideverhaltens aufgrund von Erfahrung vor, weil die Unlustbetonung des Reizes verringert ist. Aber es geschieht eigentlich nichts Neues, denn — vom stets unlustbetonten Schreck abgesehen — sind Reize nur dann primär unlustbetont, wenn sie unmittelbar unangenehm oder gar schmerzhaft oder schädlich sind. Unlustanmeldende Reize werden erst durch Erfahrung in die Sphäre der Unlustbetonung einbezogen. Naive, unerfahrene Tiere sind höchstens schreckscheu, wie jeder weiß, der in der Wildnis gelebt hat, und wie wir an Wintergästen aus dem hohen Norden (Seidenschwanz, Tannenhäher) in Mitteleuropa immer wieder feststellen können. Vielverfolgte Tiere werden aber außerordentlich scheu, ihre Fluchtdistanz (Hediger) vergrößert sich auf Grund ihrer schlechten Erfahrung.

In den Begriff der Erfahrung muß selbstverständlich alles Gelernte einbezogen werden, also auch alles, was durch bloßes Vorbild oder Dressur (Führung) dem Gedächtnis einverleibt wurde und durch assoziatives Erinnern das Verhalten in als ähnlich erkannten Situationen beeinflußt. Welche Mechanismen im Gehirn diese Vorgänge ermöglichen, wissen wir noch nicht. Daß einfache erfahrungverwertende Assoziationen schon bei Fischen, Lurchen und Kriechtieren, ja sogar bei Wirbellosen möglich sind, steht fest. Zwischen ihnen und dem viel feineren in sehr verschiedenen Situationen das Gemeinsame erkennenden assoziativen Erfahrungsverhalten und schließlich der Neufindung ursächlicher Beziehungen, wie wir sie von Affen kennen, ist gewiß eine weite Spanne, aber alle Stufen sind unverkennbar durch Übergänge verbunden.

Assoziative Vorgänge sind, wie der Name sagt, Vorgänge der Verknüpfung instinktiver bezw. engrammatischer Gegebenheiten, welche ein Verhalten ermöglichen, das über den generellen Schematismus hinaus zur Meisterung einer neuen, erfahrungsmäßig als Ganzes vorbildlosen Situation führt. Das „Erkennen" der Situation ist ein Wiedererkennen derjenigen Faktoren in ihr, welche früheres Erleben zum Erfahrungsschatz hat werden lassen. Das reine Instinkt- und Gewohnheitsverhalten setzt kein (bewußtes) Erkennen voraus.

Die Fähigkeit des Wiedererkennens ist außerordentlich verschieden. Man wird zum Beispiel bei Kaimanen wohl Anzeichen dafür finden, daß sie neue Reizerlebnisse in grober, schematischer Weise mit früheren in Beziehung setzen können, etwa insofern als sie weidendes Vieh, das sich ihnen nähert, oder Wagen, welche in der Nähe vorbeirumpeln, als erfahrungsgemäß belanglos kaum beachten, dagegen vor zu Fuß herankommenden Menschen zeitig ins Wasser flüchten; und ganz ähnliche Beobachtungen kann man mit Capybaras *(Hydrochoerus)* machen. Ihre Assoziationen sind einfach und generell. Viel feiner reagieren Huftiere, die ja bekanntlich eine ausgezeichnete Fähigkeit haben, uns Menschen gar

nicht auffallende oder geringfügig scheinende Besonderheiten wahrzunehmen und dank ihres guten Gedächtnisses mit früher Erlebtem zu verbinden. Bei Affen, besonders *Cebus* (viel weniger *Alouatta*, *Callicebus*, *Callithrix*) wird man zwar feines Erkennungsvermögen, aber relativ viel schlechteres Erinnerungsvermögen über lange Zeitintervalle feststellen. Daß fast immer der sich anschleichende Jäger eine viel stärkere Unlustwirkung auslöst als der laut daherkommende, kann teils als Erfahrungsverwertung, teils als instinktive Reaktion auf alles raubtierartig Schleichende gedeutet werden.

Schwierig ist die Entscheidung, inwieweit ein Meideverhalten gegenüber spezifischen Eindrücken erblich-instinktiv festliegt oder durch Erfahrung bedingt ist. Frischgefangene Jungaffen, denen ich Giftschlangen zeigte, erschraken gar nicht, sondern griffen neugierig nach ihnen, während Pferde und auch Rinder, wenn sie sich ganz ungezwungen bewegen, eine instinktive Schlangenfurcht (oder vielleicht schreckhafte Furcht vor dem unerkennbar Huschenden) zu haben scheinen. Meine Hunde wurden mehrmals von Schlangen gebissen, nervös-aggressive Terriers häufiger als ruhige und an sich vorsichtige Kamphunde. Sie scheinen nur durch Erfahrung klug zu werden. In Argentinien ist bekannt, daß Weidevieh, in dessen bisheriger Heimat der sehr giftige „Romerillo" (eine *Baccharis*-Art) nicht vorkommt, dieser Pflanze leicht zum Opfer fällt, wenn es in ein Romerillo-Gebiet gebracht wird. Man pflegt es deshalb nach seinem Eintreffen dort zu „imprägnieren", indem man es in den ätzenden Rauch von Romerillo stellt und ihm damit eine Schleimhautreizung und einen Widerwillen gegen diese Pflanze beizubringen versucht. Bei Saugkälbern ist dies nicht notwendig, weil sie bei ihren ersten tastenden Weideversuchen nur wenig gefährdet sind, die Pflanze also kennenlernen, noch ehe sie ganz entwöhnt sind. Hier handelt es sich also sichtlich um Meidung auf Grund von Erfahrung.

Im allgemeinen scheinen Jungtiere zwar alles Fremde zunächst unlustbetont zu empfinden, wenn nur der von ihm ausgehende Reiz schreckhaft genug ist für ihr noch ungeübtes Merkvermögen. Aber sobald dieses Fremde einen eltern- oder kumpanhaften Reiz auf sie ausübt, schlägt die Unlustbetonung in Lustbetonung um. Als Jäger kann man oft beobachten, daß die Erscheinung eines Menschen zunächst eine Meidereaktion, meist ein Sichdrücken, auslöst. Bleibt aber dann eine Belästigung aus, so siegt — besonders bei Huftieren — das Anschlußbedürfnis. Bei jungen Guanakos kann das eigensinnige Folgenwollen geradezu lästig werden. Ein Guanakofohlen, das wir gefangen hatten, war von der ersten Stunde an aufdringlich und ließ sich auch mit groben Mitteln nicht verjagen.

Unter den Hunderten von Beobachtungen, welche ich in Südamerika bezüglich der Abschwächung oder Verstärkung des Meideverhaltens von Wildtieren dem Menschen gegenüber machen konnte, ist keine einzige, welche über Instinkthaftigkeit oder relativ einfache Erfahrungsverwertung hinausginge. Ja sogar im Verhalten der Indianer des Gran Chaco fand ich

immer wieder, daß es nicht von der intelligenzbedingten Vernunft gesteuert war, sondern ausschließlich von jenem kindlichanimalischen Utilitarismus, bei welchem Meidung auf dem Wege unkritischer, kurzsichtiger Erfahrungsverwertung mit tragischer Sicherheit in Gewöhnung und schließlich Zerrüttung umschlug.

Wir machen vielleicht überhaupt den Fehler, im menschlichen Verhalten die Bedeutung höherer abstraktiver Geistesfunktionen zu überschätzen. Gerade in seinem Meideverhalten gegenüber Unlustbetontem offenbart sich auch beim Menschen immer wieder die führende Rolle des Instinktes, und die „modifizierenden" Erfahrungen sind meist recht einfacher Art. Moralische Motive sind solche der Unlustmeidung. Und auch dann, wenn ethische Motive menschliches Verhalten auf eine höhere Ebene führen, dürfen wir nicht vergessen, daß diese in sozialen Instinkten ihre Wurzel haben. Darauf hat K. Lorenz deutlich hingewiesen.

Die Frage liegt nahe, ob auch beim Menschen instinktives Meideverhalten gegenüber unlustbringenden Reizen psychisch oder materiell, wirklich oder eingebildeterweise blockiert werden kann und dann bei ihm ähnliche Umschaltungen vorkommen, wie wir sie von Tieren kennengelernt haben. Diese Frage muß bejaht werden. Alles, was wir als affektgeladenen Angriff, als resignativen Zynismus, als Ressentiment, als hysterische Flucht in die Krankheit beobachten, läßt sich mit tierischen Verhaltensweisen vergleichen oder unmittelbar homologisieren. Es wäre vielleicht im Dienste der Menschenbehandlung gut, wenn wir uns dies häufiger klarmachen würden.

Wie letzten Endes jedes Instinktverhalten, ja jedes normale Verhalten überhaupt, so entspringt auch das Meideverhalten dem Bedürfnis, eine gestörte relative Harmonie mit der Umwelt wiederherzustellen. Diese Definition sagt über den physiologisch-psychischen Vorgang nichts aus. Wir müssen uns vorläufig damit begnügen anzunehmen, daß jede Harmoniestörung Spannungen erzeugt, welche grundsätzlich zur Lösung drängen; diese Lösung kann nie ideal sein, sie trägt stets den Charakter eines Kompromisses zwischen Subjekt und Umwelt, ja sogar zwischen antagonistischen Faktoren innerhalb des Subjektes selbst.

II.

Das Erkundungsbedürfnis.

Eine einfache, sich stets bewährende Methode, im Walde Vögel anzulocken, übten wir, indem wir Luft zwischen den Fingern durchsogen oder die Lippen auf den Handrücken preßten und so zirpende Laute hervorbrachten. Meist kamen zunächst einzelne Kolibris und Dendrocolaptiden, zuweilen eine Drossel, ein Stärling (Icteride) oder eine *Pipra* herbei, nach einiger Zeit stellte sich vielleicht ein Pfefferfresser *(Rhamphastos)* krächzend in einer Baumkrone ein, und stets war nach einiger Zeit das Gezweig ringsum beherrscht vom Geckern, Kreischen und Tschucken der

Blauraben *(Cyanocorax)*. Einmal strich sogar ein Sperber heran und versuchte, auf meinem Kopf aufzublocken. In Nordostparaguay kamen gelegentlich auch Kapuzineraffen *(Cebus azarae* Rengg.*)* herangeturnt. Wir hätten dieses Verhalten der Tierwelt der Wälder sicherlich auch mit anderen Mitteln auslösen können, vorausgesetzt, daß diese keine Schreckwirkung gehabt hätten, wie etwa lautes Rufen oder ein Schuß. Die Tiere folgten einem Trieb, den man Neugier nennen könnte, aber doch wohl besser als Erkundungsbedürfnis bezeichnet.

Je nach dem Charakter der Umwelt und der artspezifischen Einstellung zu ihr mit Hilfe der führenden Sinnesorgane und der Organe der Fortbewegung, darüber hinaus je nach Stimmung (Affektlage), sonstiger Instinktgebundenheit, sozialer Bevormundung oder persönlicher Erfahrung des Einzeltieres wird selbstverständlich einmal der Trieb der Meidung die Führung haben, einmal der Erkundungstrieb, welcher dann seinerseits, nach erfolgtem „Erkennen" je nach Instinkt, Stimmung oder Erfahrung entweder Gleichgültigkeit oder Flucht oder — zur Elimination der Störung — Angriff zur Folge hat. Nur selten wird man den Erkundungstrieb ganz vermissen. Bei Tierarten, deren Nahrungserwerb mit weiträumigem Suchen verbunden ist, fällt er mehr oder weniger in den Verhaltenskomplex der Nahrungssuche hinein und kann dann für sie außerordentlich charakteristisch sein. Hunderte von Malen beobachtete ich bei Truthahngeiern *(Cathartes)*, welche in niedrigem Kreis- oder Gaukelflug das Land nach Kadavern, besonders solchen von Kleintieren, abzusuchen pflegen, daß sie ähnlich wie unsere Kolkraben im Gebirge in stillen Gegenden auf jede Neuigkeit, etwa das Auftauchen eines Menschen, durch erkundendes Näherfliegen reagierten. Jede, auch die kleinste, Veränderung fällt ihnen auf. Nur so kann ich es mir erklären, daß sie mit kleinen Ködern beschickte Fallen, welche wir im Gebüsch der Lichtungen und Waldränder für Füchse, Wildkatzen und Beutelratten gestellt und gegen Sicht bestens getarnt hatten, mit erstaunlicher Sicherheit fanden und sich zu unserem Ärger prompt darin fingen.

Sehr ausgeprägt ist der Erkundungstrieb bei den größeren Tieren der offenen Savannen und Steppen. Außer bei *Rhea* (Pampastrauß), *Pterocnemia* (Darwinstrauß) und *Seriema* (Schlangenstorch) habe ich ihn z. B. bei Kamphirschen und Guanakos häufig beobachtet; bei den halbwilden Rindern und Pferden der extensiven Wirtschaftsbetriebe, wo ein zu Fuß gehender Mensch eine seltene Erscheinung ist, kann dieser Trieb für den Menschen sehr lästig werden. Bezeichnend ist er unter den Klettertieren besonders für die regsamen Kapuziner. In Gebieten wie z. B. dem menschenarmen Norden von Paraguay, wo sie vom Menschen nicht verfolgt werden, fand ich sie oft von einer aufgeregten Neugier beherrscht. Unter den Vögeln fiel mir besonders bei den Blauraben (*Cyanocorax* und Verwandten) eine fast unersättliche Neugier auf, welche den pirschenden Jäger zur Verzweiflung bringen kann. Auch die blitzschnell fliegenden Kolibris sind äußerst neugierig.

Stets wird man ein besonders ausgeprägtes Erkundungsbedürfnis bei solchen Tieren finden, welche es sich gestatten können, weil sie nötigenfalls über gute Meidemöglichkeiten verfügen, also bei raschen Läufern, gewandten Kletterern und Fliegern, und meist stehen dabei solche obenan, die eine rasche oder vielfältige Reaktionsfähigkeit haben. Bei Faultieren *(Bradypus)* wird man keine Spur eines Erkundungsbedürfnisses finden, bei Ameisenbären *(Myrmecophaga, Tamandua)* ist es gering, und bei den für Affen psychisch und körperlich schwerfälligen Brüllaffen *(Alouatta)* ist es weit weniger entwickelt als etwa bei *Cebus*.

Die erkundende Annäherung an das Unbekannte ist oft mit regelrechten Provokationsgesten verbunden. Man hat den Eindruck, als sollte der eventuelle Feind veranlaßt werden, Farbe zu bekennen. Pferde, Rinder, Tapire, Cerviden klopfen meist unter hörbarem Schnauben mit den Vorderhufen. Heranturnende Kapuzineraffen schütteln zuweilen ruckartig den Ast, auf dem sie sitzen, oder machen kurze, spielerische Fluchtgesten, als wollten sie zur Verfolgung auffordern. Eigenartig nickende, oft wiederholte Kopfbewegungen, welche ebenfalls wie Provokationsversuche aussehen, fallen bei vielen Huftieren, besonders bei Pferden, auf, welche sich einer unbekannten Erscheinung nähern. Vielleicht müssen sie ähnlich dem erregten Kopfnicken vieler Eidechsen (z. B. *Liolaemus*arten) sinnesphysiologisch gedeutet werden.

Führt die Erkundung nicht zum Erkennen, so springt sie bei einer bestimmten Reizschwelle in das Meideverhalten (oder dessen Ersatz) über. Erkennen führt je nachdem, ob das Resultat unlustbetont, gleichgültig oder lustbetont ist, zu Meidung (bezw. Angriff), Ruhe oder weiterer Annäherung. Schreck überwiegt den Erkundungstrieb, der aber nach anfänglicher Meidung (Abstandgewinnung) doch einsetzen kann.

III.

Die potentielle Persistenz stammesgeschichtlich überholten Instinktverhaltens.

Die Frage, ob Eigenschaften, welche im Laufe ontogenetischer Determination und phylogenetischer Spezialisierung aus dem Erscheinungsbilde verschwinden, auch als Anlagen, also potentiell, unwiederbringlich verloren gehen, scheint man im wesentlichen verneinen zu müssen. Erbänderungen, welche eine Anlage endgültig eliminieren, sind wohl stets als Defekte zu betrachten, auch wenn sie unter besonderen Umständen biologisch keinen Verlust darstellen.

Wenn eine Eigenschaft beim erwachsenen Tier fehlt, aber in einem embryonalen oder Jugendstadium vorübergehend in Erscheinung tritt, ist ihre genetische Persistenz jedenfalls erwiesen, ebenso wenn sie bei pathologischer Hemmung der Normalentwicklung als Atavismus auftaucht.

Der erstere Fall ist bekanntlich nicht nur bei somatischen, sondern auch bei psychischen Merkmalen außerordentlich häufig und wird gerne

im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes abstammungstheoretisch verwertet (Krumbiegel).

Bei allen flugfähigen Schwimmvögeln läßt sich feststellen, daß sie in ihrer Jugend, ehe sie fliegen können, gute Taucher sind und sich jeder Verfolgung in erster Linie durch Tauchen zu entziehen versuchen; dies gilt auch für Arten, welche in reifem, flugfähigem Zustande überhaupt nicht mehr oder nur noch sehr stümperhaft tauchen und das Tauchen nicht als Fluchtmittel, sondern höchstens gelegentlich, etwa als Teil des Balzgehabens, ausüben.

Die Gänse der Gattung *Chloëphaga* trifft man in feuchten, mit frischem Gras bestandenen Senken der ostpatagonischen Steppe zeitweise in großen Scharen an. Sie sind von unmittelbarer Nähe des Wassers nicht abhängig. Auch noch nicht flügge aber schon fast ausgewachsene Jungvögel traf ich oft weitab vom Wasser. Frischgeschlüpfte Junge werden jedoch von den Eltern zum Wasser geführt und bleiben während ihrer ersten Entwicklungszeit dort. Überraschten wir eine Familie von *Chloëphaga leucoptera* (Gm.) schwimmend, so flog meist zuerst das Männchen unter Alarmrufen weg, ohne sich aber weit zu entfernen. Schließlich erhob sich auch das Weibchen, und in dem Augenblick, da es aufstand, tauchten die Jungen blitzschnell weg. Es leuchtet ein, daß dieses Wegtauchen ein guter Schutz gegen den Zugriff der Raubvögel ist, welche in Ostpatagonien sehr zahlreich und sicher am Tage die Hauptfeinde der Junggänse sind. Diese bleiben allerdings nur wenige Minuten unter Wasser und werden, wenn man sie mehrere Male zum Tauchen gebracht hat, bald tauchmüde. Je älter sie werden, umso schlechter tauchen sie, vermutlich weil die Luftschicht unter dem nun schon entwickelten Federkleid ihren Auftrieb erhöht und ihre Proportionen tauchungünstig werden. Erwachsene Tiere sah ich nie spontan tauchen. Versuchte man aber eine geflügelte Altgans, die noch schwamm, zu fangen, so machte sie in ihrer Hilflosigkeit stets Tauchversuche, allerdings meist recht kümmerliche. Sie verhielt sich also umgekehrt wie Tauchenten, deren erste Fluchthandlung stets das Tauchen ist. Bei der fast flugunfähigen Dampfschiffente der Art *Tachyres patachonicus* (King) habe ich beobachtet, daß zwischen das Tauchen und den kläglichen, nur einem Instinktrelikt entsprechenden Versuch des Wegfliegens noch das hastige Paddeln mit Rudern und Flügeln eingeschaltet wird, welches für alle Dampfschiffenten so bezeichnend ist.

Dieselbe Beobachtung wie bei *Chloëphaga* machte ich bei *Coscoroba coscoroba* (Mol.), einem sehr stattlichen weißen Schwimmvogel von schwanenähnlichen Proportionen und schwanenartiger, stark wassergebundener Lebensweise, welcher systematisch den Enten nahesteht. Diese Vögel sind gute Flieger und streichen meist zeitig ab, wenn man sich ihnen nähert. Tauchen als Fluchtmittel kommt nicht in Frage. Als ich aber eine geflügelt hatte und sie mit dem Faltboot fangen wollte, machte sie verzweifelte Tauchversuche.

Dieses Verhalten von Schwimmvögeln findet bei Landvögeln seine

vollkommene Parallele. Geflügelte Individuen suchen sich durch Sichdrücken der Verfolgung zu entziehen, und zwar gilt dies nicht nur für solche Arten, bei welchen das Sichdrücken zum normalen Repertoire auch der Altvögel gehört, also etwa Steißhühner oder Nachtschwalben, oder solche, bei welchen es wenigstens für die noch flugunfähigen Jungvögel die Regel ist (Nestflüchter), sondern auch für viele von denen, welche nur als junge Nesthocker sich regungslos ins Nest drücken, wenn ein Altvogel warnt oder ein irritierender Reiz auf sie einwirkt. Vielleicht ist auch das Sicheinschieben in Dickungen, Höhlen, Felsspalten und unter Baumwurzeln, das man bei fluchtunfähigen Säugetieren und Vögeln, „zu denen dies gar nicht paßt", so oft erlebt, nichts anderes als eine Rückkehr zu einer stammesgeschichtlich alten, bei Jungtieren gelegentlich noch geübten Fluchtreaktion, welche man z. B. bei großen Huftieren der Steppe längst aus dem Instinktschatz geschwunden glaubte.

Das Auftreten unerwarteter Meidereaktionen unter Umständen, welche ein normales, der artlichen Spezialisierung entsprechendes Verhalten nicht erlauben oder wirkungslos machen, kann geradezu als Fingerzeig für den Weg der Stammesentwicklung betrachtet werden. Ein altes Weibchen des großen Ameisenbären *(Myrmecophaga)*, das ein Junges auf dem Rücken trug und von uns umstellt worden war, suchte sich (zunächst ohne sichtliche Erregung, allmählich aber in immer größerer Unruhe) der dauernden Beunruhigung durch Weglaufen zu entziehen. Es war uns ein leichtes, es daran zu hindern. Als es dabei in die Nähe einer in der Savanne stehenden niederen Palme geriet, begann es zu unserer Überraschung, sie zu erklimmen. Es war dabei sehr plump und ungeschickt, hing schließlich hilflos unter der Palmkrone fest und konnte von uns am Schwanz wieder heruntergezogen werden. Junge Tiere dieser durchaus bodenangepaßten Gattung entschließen sich leichter zum Klettern und offenbaren ja auch darin, daß sie sich auf der Mutter festklammern, die kletternde Vergangenheit von *Myrmecophaga*. Ihre Proportionen sind denen der noch in erwachsenem Zustande kletterfähigen kleineren Gattung *Tamandua* viel ähnlicher als die der Alttiere.

Zwei Voraussetzungen sind bezeichnend für die Reaktivierung entwicklungsgeschichtlich überholter Instinkthandlungen: erstens das Blockiertsein des normalen Verhaltens und zweitens (ähnlich wie bei den Übersprunghandlungen Tinbergen's) das Bestehen eines Erregungszustandes, den man hier als Verzweiflung bezeichnen könnte. Um einen Akt der Überlegung oder Erfahrung handelt es sich gewiß nicht. Wie der psychomechanische Vorgang sich abspielt, kann mit den heutigen Mitteln nicht festgestellt werden. Man hat den Eindruck, als suche die psychische Spannung, da sie auf dem normalen, adäquaten Wege der Lösung auf Widerstand stieß, nun einen anderen Weg und finde ihn in den durch mangelnde Übung und Assoziationsverkettung unzulänglich gewordenen Bahnen, welche dem später erreichten Stande artlicher Differenzierung nicht mehr entsprechen.

IV.

Scheinbare Modifikation des Instinktes der Nistort-Wahl.

Der Töpfervogel, *Furnarius rufus* Gm., ist ein Bewohner der Baumsavannen, Gehölze und Waldränder. Er baut sein kuppelförmiges Lehmnest auf starke horizontale Äste, besonders gerne in Astgabeln, wobei er eine erstaunliche Fähigkeit zeigt, den breiten Sockel des Nestes der jeweiligen Unterlage anzupassen. Er ist ein sehr eifriger Nestbauer, bei dem man den Eindruck hat, als sei der Bautrieb weitgehend unabhängig von der übrigen Instinktkette der Fortpflanzung, eine Erscheinung, welche sich übrigens sehr häufig beobachten läßt. Er ist ein Siedlungsfolger, wobei nicht nur leichterer Nahrungserwerb anlockend wirkt, sondern vor allem auch die Tatsache, daß er in Menschennähe mehr apere und feuchte Stellen antrifft, wo er das ganze Jahr über sein Nistmaterial findet. Noch mehr als in der Wildlandschaft tobt er hier seinen Bautrieb aus und verseucht oft alle leidlich geeigneten Orte geradezu mit seinen Bauwerken, welche man in allen Stadien des Entstehens und Zerfallens vorfindet. Sehr oft gibt er begonnene Baue wieder auf, sei es, daß sein Trieb aus endokrinen Gründen erlahmt, sei es, daß er sich augenscheinlich „verbaut", d. h. die Konstruktion nicht geklappt hat und dadurch die Instinktkette abgerissen ist.

Bei diesen Vögeln bringt die Wirtschaftsfolge zahlreiche Variationen in der Wahl des Nistortes mit sich. Ich fand ein Nest auf der scheinbar sehr wenig geeigneten oberen Schnittfläche eines Zaunpfostens, und überall sieht man es auf den Gesimsen und Galerien von Gebäuden, wo die aufgegebenen oder — meist erst nach Jahren — zerfallenden „Backöfen" zuweilen ganze Reihen bilden. Wie bei unseren Gartenamseln scheint Übervölkerung zu einer Verkleinerung der Brutgebiete zu führen. Bei der Wahl des Nistortes scheint außer dem passiv wirkenden Druck, welchen die einander benachbarten Paare aufeinander ausüben, und der Nähe eines feuchten Löß oder Lehm liefernden Platzes, etwa eines Viehkorrals, der Anreiz ausschlaggebend zu sein, welcher von jeglicher einigermaßen horizontalen Fläche innerhalb eines gewissen Bodenabstandes ausgeübt wird.

Was die Nistortwahl des *Furnarius* betrifft, so scheint es mir nicht richtig, wenn man annimmt, daß die ihr zugrunde liegenden Instinkte oder Taxien bei den wirtschaftsfolgenden Vertretern der Art eine Veränderung erfahren haben. Sie offenbaren hier nur, daß sie viel allgemeinerer Art sind als dies dort scheinen mag, wo den Vögeln nur Bäume zur Verfügung stehen. Ebene Gesimse und Galerien gibt es eben in der Savanne nicht.

Weniger einfach scheint der folgende Fall.

Der Caracho *(Polyborus)* ist ein in fast ganz Südamerika verbreiteter Aasfresser und Kleintierjäger. Er ist nirgends so häufig wie in Gebieten extensiver Viehzucht, wo er an den Kadavern verendeter Tiere

reichliche Nahrung findet. Dieser „Geierfalke" baut, wo ihm Bäume zur Verfügung stehen, einen regelrechten Horst. Findet er in baumlosen Gebieten, deren günstige Nahrungsbedingungen ihn fesseln, nur Buschwerk vor, so nistet er auf diesem; oft steht dann der Horst so niedrig, daß sogar ein Fußgänger ohne Mühe hineinsehen kann. Und wenn es auch an Büschen fehlt, so brütet er am Boden. Ganz ähnlich verhält sich der kleinere, meist viel häufigere Chimango *(Milvago).* Auch er ist ein aas- und kleintierfressender Wirtschaftsfolger; er hat vielfach sogar, ganz ähnlich den Stärlingen der Gattung *Molothrus,* dem Kuckuck *Crotophaga ani,* manchen Tyrannen und kleinen Falken der Gattung *Cerchneis* die Gepflogenheit angenommen, dem Vieh Zecken abzusuchen. Ich habe des öfteren Nester des Chimango gefunden, welche sich fast ohne Nistmaterial am Boden befanden. Beide, *Polyborus* und *Milvago,* errichten aber wieder Baumhorste, wenn ihnen durch Anpflanzung Gelegenheit dazu geboten wird. Man staunt über die Leichtigkeit, mit welcher sie bezüglich der Nistortwahl auf Ansprüche verzichten, welche doch ohne Frage instinktiv verankert sind.

Nun ist eine ähnliche Plastizität des Instinktverhaltens bezüglich der Nistortwahl gar nicht selten. Man findet sie bei zahlreichen Raubvögeln, z. B. Adlern, und unter den Eulen z. B. beim Uhu, und vom europäischen Storch ist bekannt, daß er, künstlich flugunfähig gemacht, in zoologischen Gärten zuweilen ganz niedrig nistet, obgleich er doch im Freileben hohe Nistorte bevorzugt. Weniger verwunderlich scheint es, wenn durch Domestikation ein Verzicht auf gewisse Gepflogenheiten der Nistortwahl herbeigeführt wird; ich errinnere an die im Freileben baumbrütende südamerikanische Moschusente *(Cairina).* Sie verzichtet darauf, nachdem sie durch Domestikation schwer, plump und mehr oder weniger flugunfähig geworden ist. (Leichte, flugfähig gebliebene Schläge der Stockente behalten die alte Gewohnheit des Hochbrütens bei.) Stets besteht die Anpassung in einem Verzicht, nie darin, daß die Ansprüche größer und spezieller werden. Auch wird man einen solchen Verzicht niemals bei solchen Vogelarten finden, welche bezüglich der Nistortwahl an ganz bestimmte, eng begrenzte Voraussetzungen gebunden sind, weil die besondere Technik ihres Nestbaues nur unter diesen Voraussetzungen möglich ist. Fehlen diese Voraussetzungen, so wird ihr Bautrieb einfach nicht ausgelöst.

Vergleicht man das „elastische" Verhalten des Caranchos und des Chimangos mit dem Verhalten anderer südamerikanischer Aasfresser, so stellt man fest, daß die doch ebenfalls als Wirtschaftsfolger auftretenden Schwarzgeier, der Rabengeier *(Coragyps)* und der Truthahngeier *(Cathartes),* stets ihre gewohnten Ansprüche an den Nistort beibehalten. (Noch mehr gilt dies bezüglich des Königsgeiers, *Sarcorhamphus papa* und des Kondors, *S. gryphus,* welche allerdings nie in so enge Beziehungen zur menschlichen Wirtschaft treten.) Diese Schwarzgeier haben ihre Nistplätze oft weitab von den Kröpfstellen, was umso auffallender ist, als sie ja Bodenbrüter sind. Aber es ist, scheint mir, nicht nötig, die Er-

klärung weit herzuholen. Carancho und Chimango sind zwar keineswegs ungewandte Flieger, aber sie sind ausgesprochene Hubflieger, für welche die Überwindung großer Distanzen einen erheblichen Kraftaufwand bedeutet; die beiden Geier aber sind vorwiegend Kreiser oder Segler. Besonders beim Truthahngeier ist mir immer wieder aufgefallen, daß er als hervorragender Gaukelflieger auch bei schlechtem Wetter, also ohne Aufwinde, erhebliche Räume mühelos beherrscht; und auch der Rabengeier, bei trübem Wetter ohne thermische Aufwinde durchaus flugträge, findet gerade in Steppen- und Savannengebieten mit ihrem weiten Vorherrschen der Sonnentage wenig Schwierigkeit, auch ziemlich große Strecken zwischen Nist- und Kröpfplatz zu überwinden, und in relativ aufwindarmen Gebieten, d. h. den durch ausgesprochenen Regenreichtum ausgezeichneten Regionen, etwa der Passatzone der brasilanischen Küste, findet er stets auch unweit des Kröpfplatzes die stillen Urwaldgebiete und Berge, die er als Nistplätze bevorzugt. Die Notwendigkeit zum Kompromiß ist also bei diesen Geiern viel geringer als bei *Polyborus* und *Milvago*. Dazu kommen noch sehr auffallende Verschiedenheiten allgemein psychischer Art: wie fast alle hoch spezialisierten Segler und Kreiser zeigen die Geier bei weitem nicht jene psychische Vielgewandtheit und Regsamkeit, welche die beiden anderen so sehr auszeichnet.

Gewiß hat die Methode, Instinktketten in ihre einzelnen Glieder aufzulösen, ihre Berechtigung, und es scheint häufig der Nachweis möglich zu sein, daß der Gesamtablauf einer Handlung durch Ausfall, Auswechselung oder Einschiebung einzelner Kettenglieder variiert wird. Die besonders von Lorenz vertretene analytische Methode versagt auch bei der Interpretation der modifizierten Nistortwahl nicht, denn diese zeichnet sich ja sehr deutlich dadurch aus, daß bei ihr auf etwas verzichtet, etwas aus der Kette eliminiert wird. Die Ursache dafür kann nur ein physiologisch (und damit auch psychisch) übergeordnetes Moment sein, etwa das Eintreten der Begattungsbereitschaft der Weibchen trotz der Unmöglichkeit einer dem ursprünglichen instinktiven Bedürfnis entsprechenden Nistortwahl. Wenn man aber bedenkt, daß der Wegfall solcher (vermutlich taxienhafter) Kettenglieder bei manchen anderen Vogelarten ganz unmöglich zu sein scheint, das Fehlen eines adaequaten Nistorts sie vielmehr zum Abwandern oder zum Brutverzicht (etwa Ausbleiben der Balz oder „Verlieren" der Eier) zwingt, so muß angenommen werden, daß es Arten gibt, bei welchen die Instinktkette fest in sich geschlossen ist, und solche, bei welchen das eine oder andere ihrer Glieder ohne Schaden für den Gesamtablauf ausfallen kann. Die Angehörigen der ersten Gruppe wirken straff spezialisiert und instinktstarr, die der zweiten locker und anpassungsfähig.

Die Auflockerung oder Zerreißung der der Brutpflege dienenden Instinktkette kann sich, nach ihrer biologischen Wertigkeit betrachtet, verschieden äußern: als fakultative Plastizität im Sinne des Vorliebnehmens und als domestikative Entartung. Zur ersten Gruppe möchte ich neben

der Nistortbescheidenheit von *Polyborus* und *Milvago* die Nestgemeinschaft zweier südamerikanischer Cuculiden, *Guira* und *Crotophaga*, und den Brutparasitismus des Stärlings *Molothrus* und der Ente *Heteronetta* rechnen, zur zweiten jene Ausfallserscheinungen, wie sie von hochgezüchteten Hühnerrassen bekannt sind.

Es wäre von Interesse festzustellen, ob *Polyborus* und *Milvago*, wenn sie ihr Nest fast ohne Nistmaterial am Boden errichten, nestbauende Leerlaufbewegungen machen. Beobachtungen darüber sind von mir nicht angestellt worden, weil mir damals die Arbeitshypothese gefehlt hat.

V.

Siedlungsfolge.

Man kann in Südamerika alle Stadien der Umprägung ursprünglicher Landschaften durch den Menschen oft in nächster Nachbarschaft beieinander finden und selbst miterleben, wie im Verlauf weniger Jahre aus unberührten Wildnissen intensiv bewirtschaftete Siedlungsgebiete werden. Als Biologe hat man dabei Gelegenheit zu Beobachtungen über jene Erscheinungen, welche man unter dem nicht gerade glücklichen Begriff der Kulturfolge zusammenzufassen pflegt, der wohl besser Siedlungsfolge oder Wirtschaftsfolge heißen sollte.

Besonders günstige Ernährungsverhältnisse, Nistgelegenheiten und Schlupfwinkel veranlassen freilebende Tiere, sich in der vom Menschen geprägten Landschaft einzufinden oder ihrer Heimat trotz aller Veränderungen treu zu bleiben. In Viehkämpen, Rodungen und Äckern, an Bahndämmen, Wassergräben und Stauweihern, in Schattengehölzen, Gärten und Parks, in Schuppen, Ställen und Kleintiergehegen, in Siedlungshäusern, Gutshöfen, Dörfern und Städten, überall findet man eine oft erstaunlich reiche Tierwelt, welche die künstlich erzeugten Verhältnisse nicht nur in Kauf nimmt, sondern sich ihre jeweiligen Besonderheiten zunutze macht, und oft genug stellt man fest, daß in Siedlungslandschaften mehr Tierarten auf relativ engem Raume leben als in der benachbarten Wildnis, und daß die Volksdichte jeder einzelnen Art erheblich größer ist als draußen in der freien Natur. Über zahlreiche Beobachtungen auf diesem Gebiet habe ich schon an anderen Stellen berichtet. Hier will ich nur einiges Psychologische dazu sagen.

Ob eine Tierart auf die Veränderung der Landschaft durch den Menschen und damit indirekt auf die Menschennähe positiv (durch Folge) reagiert oder negativ (durch Flucht), hängt natürlich zunächst einmal davon ab, ob für sie Vorteil oder Nachteil damit verbunden ist, bzw. ob der Vorteil den Nachteil überwiegt oder umgekehrt. Ferner hängt es davon ab, ob der Mensch sie duldet, vielleicht sogar liebt, oder ob er sie als schädlich oder lästig bekämpft oder verjagt. Bekämpft er sie, so kommt es darauf an, ob sie durch starke Vermehrung, Vielgewandtheit oder Heimlichkeit der Bekämpfung gewachsen ist. Bei all dem wird man im allgemeinen feststellen,

daß engräumige und kleine Tierarten zur Siedlungsfolge besser geeignet sind als weiträumig lebende, große Arten, welche meist über eine sporadische, z. B. nächtliche, Folge nicht hinauskommen. Stets zeigt sich bei näherer Betrachtung, daß die Entscheidung, ob eine Tierart folgt oder flüchtet (bezw. ausgerottet wird) in der überwiegenden Mehrheit der Fälle einzig und allein beim Menschen liegt. Sonst könnte ja nicht dieselbe Tierart hier Folger sein und dort Flüchter, oder heute Folger und morgen Flüchter; sonst könnten nicht die sonst so scheuen Bären in Schutzgebieten Nordamerikas im Müll der Hotels nach guten Bissen suchen, und die gegen jede Störung so empfindlichen Hirsche in den bayerischen Bergen könnten nicht an der Winterfütterung dem Heger aus der Hand fressen. Bei den Mennoniten im Gran Chaco, welche damals (1931) weder Gewehre noch Hunde hatten, fanden wir nicht nur die Lengua-Indianer recht frech und zudringlich (es kam sogar vor, daß sie sich in die Betten der Siedler legten), sondern auch die Füchse der Gattungen *Cerdocyon* und *Lycalopex*. Ja sogar der Mähnenwolf *(Chrysocyon)*, der sonst für ganz besonders menschenscheu gilt, kam zuweilen am hellen Tage zwischen die Häuser, um sich ein Huhn zu holen. In den Steppen Ostpatagoniens fand ich die Guanakos überall dort sehr scheu, wo sie als Weidekonkurrenten der Schafe und als Räude-Überträger scharf bekämpft wurden; wo man sie duldete, waren sie aber so vertraut, daß man sich ihnen bis auf Schrotschußweite nähern konnte, um sie zu fotografieren. In menschenleeren Wildnissen von Mattogrosso kreuzten Tapire ohne Scheu meinen Weg, in besiedelten Gegenden fand ich sie, soweit sie nicht ausgerottet waren, nur als reine Nachttiere, welche im Schutze der Finsternis zuweilen, wie die Pekaris, die Pflanzung dicht bei der Hütte heimsuchten. Wo es im Chaco und in Ostparaguay den armen Kolonisten an Munition fehlte, kamen die Amazonenpapageien *(Amazona aestiva)* und mancherlei Sittiche (besonders *Nandayus* und *Myiopsitta*) in solchen Scharen in die Maisfelder, daß eine Ernte sich erübrigte. Während sie anderswo vor einem sich nähernden Menschen zeitig das Weite suchen, waren sie hier nicht einmal durch Rufen und Händeklatschen zu vertreiben. Ich könnte diese Liste beliebig verlängern.

In sehr vielen Fällen sind Folger dem Menschen aus praktischen Gründen willkommen. In Gebieten extensiver Viehzucht, besonders wenn Seuchen, Trockenperioden oder Überschwemmungen den Viehbestand dezimieren, ist ihm das Heer der aasfressenden Vögel und Säugetiere als Kadaververnichter erwünscht, und die Stärlinge, Cuculiden, Tyranniden und kleinen Falken, welche die Zeckenplage bei Rindern, Pferden und Schafen bekämpfen helfen, sind es nicht minder. Viele Folger sind ihm gleichgültig. Kein Siedler wird sich über den geringen Schaden aufregen, den einzelne Spießhirsche der Gattung *Mazama* in seiner Pflanzung machen, und die Raubvögel, welche an der Front eines von Menschen gelegten Kampbrandes zuweilen in Scharen sich einstellen, um flüchtende Kleintiere (wilde Meerschweinchen, Schlangen, Eidechsen) zu fangen,

werden gar nicht beachtet. Die in Ackerbaugebieten mit allen Mitteln bekämpften Viscachas *(Viscacia)* werden in Gebieten extensiver Viehzucht, wo sie nur Weideschaden machen, oft lange geduldet. Im bolivianischen Fortin Ballivian im Chaco hatten Viscachas sogar unter den Baulichkeiten ihre großen Höhlen gegraben und trieben sich bei Nacht ungestört herum. Niemand kümmerte sich um sie. Ähnliches gilt vom europäischen Feldhasen, der in den Alfalfa-Feldern Mittelargentiniens oft in enormen Mengen auftritt und höchstens von Sportjägern gelegentlich verfolgt wird. Auch die meisten Vögel, welche sich in angepflanzten Schattengehölzen, Gärten und Parks Südamerikas einfinden, werden nur gelegentlich von italienischen Vogelfängern behelligt, im übrigen gerne geduldet, wenn auch nur selten so geliebt wie bei uns. Unerbittlich verfolgt werden nur ausgesprochene Schädlinge des Viehbestandes (Jaguar, Puma), Geflügel- und Eierräuber (Wildkatzen, Füchse, Beutelratten, Hurone, evtl. Echsen der Gattung *Tupinambis*, Feldschädlinge (besonders Pekaris, Papageien, Kapuzineraffen) und Fruchtfresser (besonders Tukane), zuweilen auch, wegen ihrer Wühlarbeit im gepflügten Lande, manche Gürteltierarten, wenn sie allzu zahlreich werden, und Kammratten *(Ctenomys)*, die als Wurzelschädlinge in manchen Gebieten sehr verhaßt sind. Daß gegen Wanderheuschrecken, Blattschneider und alle anderen Schädlinge aus der Insektenwelt alles menschenmögliche getan wird, ist selbstverständlich.

Zweifellos spielt eigene Erfahrung und Tradition (d. h. Erfahrung und Vorbild der Eltern) bei Flucht und Folge der Säugetiere und Vögel eine große Rolle. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß Feldfrüchte und Baumfrüchte anlockend wirken, welche ursprünglich ortsfremd sind. Hier kann also nicht einfach eine Taxie vorliegen, sondern die Zweckmäßigkeit der Folge muß zunächst nach dem Prinzip von Versuch und Irrtum erkannt werden. Fruchtfressende Vögel, z. B. Stärlinge der Gattung *Xanthornus* und alle Arten von Pfefferfressern und Tangaren, werden von angepflanzten Apfelsinen oder Baummelonen bald heftig angezogen, auch wenn diese im Umkreis von Hunderten von Kilometern bisher unbekannt waren. Truthahngeier, welche ein sehr ausgesprochenes instinktives Erkundungsbedürfnis haben, wurden in der Nähe unserer Lagerplätze immer rascher durch Schüsse angelockt, weil sie lernten, daß es dann oft einen Aufbruch zu kröpfen gab. Die Kaimane bei Lapango (Gob. Formosa, Chaco) merkten schon ehe das Rind geschlachtet war am Getriebe des Schlachtplatzes am Ufer, daß es Zeit war, im Flüßchen näher zu schwimmen. Bei gehirnlich wenig differenzierten Tieren wie diesen Kaimanen wird man besser von Selbstdressur sprechen als von Erfahrung im üblichen Sinne. Die Grenze zwischen beiden Begriffen ist freilich unscharf.

Durch seine Versuche mit Beutelratten der Gattung *Didelphys* hat Hediger bewiesen, daß auch diese so automatenhaft stupide scheinenden, großhirnlich sicher wenig begabten Tiere gewisse einfachste Dressuraufgaben lösen können. Der einzige Fall einfacher Selbstdressur oder Gewöhnung, den ich bei ihnen selbst beobachtet habe, bestand darin, daß

eine *Didelphys* jeden Abend nach Eintritt der Dunkelheit schnurstracks auf den stets an gleicher Stelle im Garten der Estancia stehenden Futternapf des Hundes zukam — und zwar auch mit dem Winde, also nicht vom Geruchsinn geleitet — und ihn leerfraß. Bei jeder Ratte hätte ich diese Leistung für selbstverständlich gehalten, bei diesem Opossum schien sie mir bemerkenswert; alle meine Zähmungsversuche an Gefangenen führten stets höchstens zu einer gewissen Abstumpfung oder Ausschleifung des Verhaltens, nie zu einem wirklichen Erfassen der neuen Lebenslage. Deshalb bezweifle ich auch, daß man bei der Siedlungsfolge dieser Tiere von einer erfahrungsgesteuerten Anpassung an die Nähe des Menschen sprechen kann, ganz im Gegensatz etwa zu den Füchsen oder Huftieren, und erwähne sie als Beispiel für die vielen, welche nur taxienhaft von günstigen Eigenschaften des Lebensraums angelockt werden und in ihm sich erhalten oder zugrunde gehen, ohne jemals „etwas dazuzulernen". Man wird z. B. auch die Ratten und Mäuse und gelegentlich die Gürteltiere, welche beackertes Land bevorzugen, zu diesen primitiven Folgern rechnen müssen, bei vielen Folgern aber im Zweifel sein, wie sie zu bewerten sind. Sicher ist jedenfalls, daß das tierische Verhalten, das wir etwas schematisch als Folge oder als Flucht (Meidung) bezeichnen, in psychologischer Hinsicht nicht einheitlich beurteilt werden darf.

VI.

Soziale Tumulte.

Wer die Tierwelt warmer und relativ feuchter Gebiete näher kennenlernt, der entdeckt immer mehr tierische Verhaltensweisen, welche keinesfalls als lebensnotwendig betrachtet werden können, auch wenn sie ohne Zweifel eine gewisse biologische Bedeutung haben. Er stößt auf tausend Extravaganzen körperlicher Art, welche zwar meist als sekundäre Geschlechtsmerkmale gelten können, aber ihre Entbehrlichkeit schon dadurch beweisen, daß sie unter nicht optimalen Daseinsbedingungen eine geringe Ausbildung erfahren, ohne daß dadurch die Erhaltung der Art in Frage gestellt würde, und auf andere, nur auf dem Gebiete des Verhaltens liegende, von denen dasselbe gilt. Ich habe an anderer Stelle die Vermutung ausgesprochen, daß es sich um ein gattungs- oder artspezifisches Abreagieren von Bilanzüberschüssen handelt, wie sie sich gerade in feuchtwarmen, klimatisch einigermaßen ausgeglichenen Biotopen leichter einstellen als anderwärts, wobei eine Stapelung von Reserven in Gestalt von Fetten und Kohlehydraten physiologisch weder notwendig noch tragbar wäre (Gefahr der Wärmestauung).

Die luxurierenden Äußerungen des Verhaltens sollen hier von der psychologischen Seite her betrachtet werden. Es ist ja selbstverständlich, daß sie, obgleich Überschußbildungen, im Seelenleben ihrer Träger nicht ganz und gar sinnlos in Erscheinung treten können, sondern bei jeder

Tierform dort ihren Platz haben, wo sie erstens ohne Schaden tragbar sind und zweitens als Aushängeschilder von Gesundheit, Fortpflanzungsbereitschaft und Selbstbehauptung gewisse zusätzliche Kriterien abgeben können.

Außer bei zwei Arten der Gattung *Alouatta* (Brüllaffen) fand ich sehr ausgesprochene spontane Schreikonzerte auch bei den Springaffen der Gattung *Callicebus*. Entsprechend der geringeren Gesamtgröße und schwächeren Ausbildung des Kehlkopfes sind sie freilich weniger imposant[1]). Sehr ausgesprochene Schreitumulte, d. h. Wellen gemeinsamen Schreiens, fand ich bei zahlreichen Vogelarten, besonders den Cuculiden *Crotophaga major* Gm., *Crotophaga ani* L. und *Guira guira* (Gm.), bei verschiedenen Arten der Gattung *Furnarius*, bei den Rallen *Aramides ypecaha* (Vieill.) und *Aramides cajanea cajanea* (Müller), bei den Baumhühnern (Cracidae) der Gattungen *Penelope*, *Pipile* und *Ortalis* und bei *Odontophorus*. Sie alle schreien in der Gemeinschaft eines kleinen Verbandes, einer Sippe oder Familie. Während die Affen dabei ruhig dahocken, sich mit gekrümmten Rücken, vorgestrecktem Kopfe und gestreckten Armen etwas krampfhaft auf dem Aste festhaltend, vollzieht sich das Konzert bei den erwähnten Vögeln stets unter allerhand Gesten. Diese bestehen bei den Cuculiden und Craciden vorwiegend aus wiederholten Verbeugungen, bei den Rallen aus grotesken Tänzen (etwa denen der Kraniche vergleichbar).

Diese Handlungen haben alle etwas gemeinsam: mögen sie nur wenige Sekunden dauern oder erheblich länger, stets beginnen sie relativ ruhig mit einigen einleitenden Lauten bezw. Gesten, steigern sich allmählich in Stärke und Erregtheit, wobei rasch hintereinander ein, zwei, schließlich alle anderen Individuen in den Chorus einfallen. Die Erregung schwillt an, um dann nach einem jubelnden Höhepunkt rasch zu verebben. Man hat durchaus den Eindruck des Ablaufes eines endokrin bedingten, orgasmusartig endenden Vorganges, der sich nie unmittelbar wiederholt, sondern nach einer Pause von einigen Minuten bis vielen Stunden. Vielfach ist eine gewisse — aber nie feste — Bindung an Tageszeit und Wetterlage feststellbar.

Bei den Affen ist zwar stets ein altes Männchen der Anstimmer, aber Weibchen und Jungtiere einschließlich der Säuglinge singen mit, und auch bei den Schrei- und Tanztumulten der erwähnten Vögel kann von einer Balz nicht die Rede sein, nicht nur weil beide Geschlechter beteiligt sind, sondern vor allem weil sie während des ganzen Jahres beobachtet werden. Das gelegentliche Hineinspielen erotischer Momente ist freilich nicht ausgeschlossen, nur eben bezeichnend oder führend scheint es nicht zu sein. Ein etwa 3 Wochen alter Brüllaffen-Säugling, den ich in einem meiner Standlager hatte, brüllte, so gut er eben konnte, spon-

[1]) ähnliche Schreikonzerte sind von altweltlichen Affen bekannt *(Hylobates)*. Das Verhalten der Brüllaffen habe ich anderwärts geschildert (s. Krieg, schwarze Brüllaffen, Ztschr. f. Säugetierkde. 1928).

tan vor sich hin, obgleich es ihm an Vorbild und Anregung fehlte. Dies war immer ein Symptom seines Wohlbefindens. Niemals sang er, wenn er eine seiner häufigen Verdauungsstörungen hatte.

Das zweite Merkmal dieser Tumulte ist ihre Gemeinschaftlichkeit. Denn diese ist unter natürlichen Umständen durchaus die Regel. Ob die Tiere sich sozusagen zusammenballen, wenn sie das Bedürfnis zu einer derartigen sozialen Kundgebung in sich fühlen, die dann auch prompt ausgelöst wird, oder ob einleitende Laute oder Gesten eines einzelnen sie zum mitmachen veranlassen, ist ohne sehr eingehende Beobachtung nicht zu sagen; der Vorgang kann vielleicht auf beiden Wegen zustandekommen.

Das dritte Merkmal ist die augenscheinliche Lustbetontheit der Tumulte. Kranke oder irritierte Tiere machen sie nie, auch haben sie nicht den Charakter von Auseinandersetzungen, sondern eher den von Selbstzweckhandlungen bezw. Handlungen, welche, wie so viele andere tierische Bewegungsstürme, der Abreaktion von Spannungen dienen. Es besteht vermutlich eine gewisse lockere Verwandtschaft mit dem primitiven Lustgefühl, das Menschen ein gemeinsames Trink- oder Wanderlied als Krönung und zugleich Befriedigung einer Stimmung empfinden läßt. Bei sozialen Lebewesen ist die Betonung der Gemeinschaft durch an sich sinnlose, luxurierende Handlungen wohl stets eine Kompensierung ihrer Einsamkeitsangst, d. h. ihres ständigen Strebens, den Anschluß nicht zu verlieren, das sie sicherlich in ähnlicher Weise beherrscht, wie Klettertiere das Bestreben, nicht abzustürzen. Dieses Streben, in Fühlung zu bleiben und so — wenigstens zeitweise — eine Einheit zu bilden, zeigt uns ein sich herumtreibender Meisenflug oder ein Flug von Zeisigen oder Krähenvögeln, dessen Glieder stets durch Rufe Fühlung halten. Am meisten fiel mir dies auf bei den ungeheuren, oft nach Tausenden zählenden Flügen der Amazonenpapageien, welche außerhalb der Brutzeit des Abends, paarweise weithin verteilt, alle in gleicher Richtung den Schlafplätzen zufliegen und den Himmel mit ihrem Geschrei erfüllen. An den Schlafplätzen selbst wächst der Lärm, nunmehr konzentriert, zu einem ohrenbetäubenden Gekrächze an, bei dem der Streit um den besten Ast und die Betonung der Gemeinsamkeit als Motive ineinanderfließen, bis die hereingebrochene Nacht endlich dem Schlafbedürfnis das Übergewicht gibt.

Jede exzessive, luxurierende Erscheinung äußert sich jeweils in einer Richtung, welche bei der betreffenden Art „offen", d. h. nicht durch anderweitige Spezialisierung unterdrückt ist. Dies betrifft wiederum nicht nur die somatischen, sondern auch die psychischen bzw. motorischen Hypertelien. Für jede Spezialisierungsform, etwa eine Familie oder Gattung oder Art, sind deshalb ihre etwaigen Hypertelien charakteristisch. Daß sie niemals solche Eigenschaften betreffen, deren Ausbildungsgrad in straffer Beziehung zu den Anforderungen des Lebensraumes steht, also durch Auslese normiert werden, leuchtet ein. Sie betreffen stets einen locus minoris momenti, einen Ort geringerer funktioneller Bedeutung.

VII.

Das „Sich-Totstellen" und der „Blutrausch". Revision zweier Begriffe.

Es ist zweifellos falsch, alle Fälle jenes Verhaltens, das man landläufig als ein Sich-Totstellen bezeichnet, gleich zu beurteilen. Bei Insekten handelt es sich sicherlich um die Äußerung eines Instinktes, welcher im Dienste der Arterhaltung steht, also nicht anders zu berwerten ist als irgend eine andere im großen Ganzen bewährte Eigenschaft. Dies geht schon daraus hervor, daß zur Hervorbringung dieses Zustandes eine bedrohliche Situation, etwa ein Schreck, genügt, und daß es sich vielfach nicht um eine Vorspiegelung des Totseins handelt, sondern um ein Sichausschalten aus dem Beutetrieb des Angreifers. Dieses besteht oft nur in einem reglosen Verharren, welches das gefährdete Tier optisch in seiner Umgebung aufgehen oder einfach zu einem leblosen Gegenstand werden läßt, der, wie wir wissen, von manchen auf lebende Beute eingestellten Feinden nicht mehr als solche erkannt wird oder durch Herabfallen zum Boden sich seinem Blick entzieht. Das Verhalten des Aufgehens in der Umgebung ist bei Vögeln und Säugetieren wohlbekannt: ich erinnere an das Sichdrücken der Feldhasen, der Rebhühner und aller Kücken steppenbewohnender oder sonstiger Vögel, deren Jugendkleid Schutz gegen das Erkanntwerden bietet, auch das Sichdrücken von Jungvögeln im Nest[1]). Ein schönes Beispiel bietet die etwa taubengroße südamerikanische Nachtschwalbe *Nyctibius aethereus* (Wied), der Urutau. In Nordostparaguay beobachteten wir an mehreren Tagen einen Urutau beim Brutgeschäft. Er saß, sein einziges weißes Ei deckend, steil aufgerichtet oben auf einem Zaunpfahl und schien schon auf ganz kurze Entfernung nichts anderes als dessen etwas angefaultes, spitz zulaufendes Ende zu sein. Man konnte sich ihm bis auf Armlänge nähern, ohne daß er abflog. Dabei war deutlich zu sehen, daß er, je näher man kam, umso mehr seine Augen schloß, als wüßte er, daß deren Lichtreflexe ihn verraten könnten.

Auch das bei vielen Insekten und Spinnen übliche Sichfallenlassen scheint mir bei Vögeln Parallelen zu finden, allerdings nur als „ultima ratio", wenn eine Rettung durch Flug wegen Flügelverletzung nicht mehr möglich ist. Die Interpretation des Verhaltens als instinktive Zweckhandlung ist allerdings nicht ganz sicher. Ich habe es bei Kolibris verschiedener Arten und besonders regelmäßig bei dem etwa drosselgroßen Tyrann *Gubernetes yetapa* (Vieill.) beobachtet, der sich geflügelt stets von der hohen Staude, auf der er in den feuchten, grasigen Steppen zu sitzen pflegt, steil herab fallen ließ und nun, den Kopf nach unten und die langen, Gräser vortäuschenden Steuerfahnen seines Schwanzes senkrecht nach oben, regungslos verharrte und sehr schwer zu finden war. Dieses Verhalten kann auch als Sonderfall des Sich-Einschiebens gedeutet werden, wie wir es als ultima ratio auch bei anderen Vögeln finden. Es ist gegen Raubvögel ein besserer Schutz als das Wegfliegen.

[1]) Die ganz anders zu wertende „Akinese" bei Wirbeltieren wurde im 1. Kapitel erwähnt.

Sicherlich ganz anders zu bewerten ist das im Schrifttum so oft erwähnte „Sich-Totstellen" bei den *Opossum*-Arten. Ich habe sehr häufig beobachtet, daß Beutelratten der Gattungen *Metachirus* und *Didelphys* regungslos liegen blieben, nachdem sie vom Hunde derb gepackt und geschüttelt worden waren — und nur dann —; ließ ich sie liegen, so setzte meist nach wenigen Minuten wieder deutliche Atmung ein, die Tiere kamen wieder zu sich und versuchten, zunächst noch sichtlich benommen, wegzulaufen. Sie waren zweifellos in einem Zustande des „Knock-out", also dem eines Schocks, welcher nicht mit dem rein psychischen Zustand der Akinese zu vergleichen ist, wie er — fälschlich als Hypnose bezeichnet — bei Vögeln und Reptilien so häufig beobachtet wird. Ähnliche Zustände wie bei den Opossums sind von Katzen und besonders von Füchsen bekannt und pflegen von Laien für raffinierte und bewußte Intelligenzhandlungen gehalten zu werden.

Traumatisch bedingte Zustände zeitweiliger Bewußtlosigkeit oder wenigstens motorischer Lähmung sind jedem erfahrenen Jäger von allen Wildarten bekannt. Die Geschichte vom Hasen, der im Rucksack wieder lebendig wird oder vom Hirsch, der, zur Strecke gelegt, plötzlich aufsteht und wegläuft, sind kein Jägerlatein. Wildenten, Rebhühner und Fasanen, ganz besonders aber Raubvögel werden oft irrtümlich für tot gehalten. Meist handelt es sich um „Knock-out"-Zustände nach Krellschüssen, also Stauchungen und Zerrungen des verlängerten Markes. Ich selbst habe sie beim Reh, Mufflon, Feldhasen, beim Jaguar, vielen Vögeln und auch bei Kaimanen erlebt. Daß solche Zustände bei Kleinraubtieren (einschließlich der Hauskatze) so besonders häufig vorkommen, liegt wohl erstens daran, daß diese besonders häufig dem Geschütteltwerden durch Hunde oder anderen nicht sicher tödlichen Einwirkungen unterliegen, und zweitens in ihrer größeren Lebenszähigkeit, welche, wie ich vermute, weniger durch besondere Eigenschaften des Zentralnervensystems bedingt ist als durch die Geschmeidigkeit und Elastizität ihrer Bänder und Gelenke und vor allem durch Eigentümlichkeiten des ersten und zweiten Halswirbels (dens epistrophei!), welche bei Zerrung zu Kontusionen des verlängerten Markes führen, welche bei ihnen seltener tödlich sind als bei anderen Tieren. Man sagt den meisten kleinen Raubtieren nach, sie töten, wenn sich Gelegenheit dazu biete, im „Blutrausch" weit mehr Tiere, als sie verzehren können. Man sagt dies in Europa besonders von den Musteliden, also den Marder- und Wieselarten und dem Iltis.

In Südamerika behauptet man es hauptsächlich von den Beutelratten der Gattungen *Didelphys* und *Metachirus*, vom kleinen und großen Huron *(Galictis vittata* und *Tayra barbara)* und von fast allen Wildkatzen. Auch von den Caniden *Cerdocyon* und *Lycalopex* wurden mir solche Beobachtungen berichtet.

Stets ergibt sich mehr oder weniger genau etwa folgender Tatbestand:

Ein Raubtier ist während der Nacht in den Hühnerstall eingedrungen

und hat in vollkommen sinnloser Weise alle Hühner abgewürgt. Gar nicht selten findet man es (besonders wenn es eine Beutelratte ist) in tiefem Schlafe noch in einer Ecke liegen.

Wie ist ein so unverständliches, unbiologisches Verhalten eines Wildtieres zu erklären? Es kann doch nicht ernstlich angenommen werden, es handle aus einer Psychose oder Süchtigkeit heraus. Die Ursache muß anderer Art sein.

Jedes Wildraubtier raubt nur zum Nahrungserwerb für sich und allenfalls für sein noch unselbständiges Geheck. Dabei wird es von Instinkten geleitet, welche es zu einem im großen ganzen „richtigen", d. h. bewährten, Verhalten veranlassen. Das Aufsuchen, Anschleichen und Anspringen der Beute, die Technik des Tötens und Anschneidens liegt im wesentlichen fest und wird nur im Rahmen der gegebenen Umstände modifiziert. Stets löst die Nähe der Beute einen starken Erregungszustand aus, ihre nahe Wahrnehmung in angreifbarer Situation durch das leitende Sinnesorgan (bei Feliden besonders das Auge, bei Caniden die Nase, bei Beutelratten wohl neben der Nase das äußerst feine Gehör) löst einen psychischen Mechanismus aus: nun muß das Raubtier anspringen und reißen[1]).

Im allgemeinen wird diese Reaktionskette nach einem — gelungenen oder mißlungenen — Angriff zu Ende sein, weil ein neues Auslösungsmoment, ein neuer unausweichlicher Sinnesanreiz fehlt. Das Beutetier ist erlegt oder entwischt, und wenn es nicht allein war, so haben seine Artgenossen das Weite gesucht. Jetzt beginnt, je nach der Sachlage und der Art des Räubers, ein neuer Akt: etwa der des Fressens, des Wegtragens, vielleicht der Verfolgung oder der neuen Suche.

Wie ist es nun aber, wenn der Tötungsanreiz sich sofort wiederholt? Dieser Fall tritt ein, wenn etwa ein Opossum in den Hühnerstall gerät und sich, nachdem es ein Huhn getötet hat, noch immer inmitten erschrocken durcheinanderflatternder Hühner befindet, welche keinen Fluchtweg sehen, oder wenn ein Puma in einer Hürde ein Schaf gerissen hat, und rings um ihn sind immer noch Schafe, welche nicht fliehen können. Die Situation für den Räuber ist abnorm, ist programmwidrig. In freier Wildbahn kommt so etwas kaum vor, zum mindesten nie in solchem Ausmaß. Das Raubtier ist von seinem Tötenmüssen solange in Bann geschlagen, als anwesende Beute es dazu zwingt. Es „will" nicht, sondern es „muß" weitertöten, bis reiner Tisch gemacht ist oder ein neuer Faktor die Situation ändert. Es ist durchaus denkbar, daß unter solchen Umständen das Raubtier bis zur Erschöpfung weitertötet und erst spät oder gar nicht zur Nutznießung der Beute kommt.

So ist es letzten Endes der Mensch, welcher an diesem sogenannten Blutrausch die Schuld trägt. Denn er hat die Voraussetzungen dafür geschaffen.

[1]) Ich erinnere an die Versuche von H. Räber mit *Martes foina* (Räber 1944)

VIII.

Präadaption zur Haustierwerdung bei Caviiden.

Die Meerschweinchen der Gattung *Cavia* beleben im subtropischen und tropischen Teil des südamerikanischen Kontinents fast alle Busch- und Graslandschaften. Sie sind an Bahndämmen und an Rändern staubiger Landstraßen ebenso häufig wie in den Cañadas, wo derbe Stipagräser auf bald sumpfigem, bald steinhartem, oft von Glauber- und Kochsalz durchsetztem Grunde stehen. Ihre Ausbreitung reicht in mehreren systematisch m. E. noch revisionsbedürftigen Arten von Meereshöhe bis hoch in die Anden hinauf.

Die Gattung *Kerodon* unterscheidet sich von der Gattung *Cavia* zwar durch eine Reihe anatomischer Merkmale, aber abgesehen davon, daß sie im allgemeinen einen besser „durchmodellierten" Eindruck macht als die viel neutralere *Cavia*, und einige ihrer Arten oder Unterarten felsigen Grund bevorzugen, wird man sie doch rein gefühlsmäßig ebenfalls zu den Meerschweinchen rechnen. Denn es handelt sich um niedrige, rundrückige Schlüpfer kleinen Formates, welche eilig von einem Schlupfwinkel zum anderen rennen und besonders beliebte Biotope so massenhaft bevölkern, daß ihre kleinen Wechsel das Gebiet wie ein Netzwerk durchziehen und man versucht ist, von Siedlungen oder Dörfern zu sprechen ähnlich wie bei den (unterirdisch lebenden) Kammratten der Gattung *Ctenomys*.

Alle Schlüpfer, zum mindesten die herbivoren, sind standorttreu und engräumig. Es wundert uns nicht, daß innerhalb der recht vielgestaltigen Familie der *Caviidae* gerade die größeren Formen der Gattung *Dolichotis* (Pampashasen), die mit ihren dünnen, hohen Läufen geradezu an Huftiere erinnern, am weiträumigsten sind. Sie sind bei relativ hohem Nahrungsbedürfnis an nahrungsarmen Lebensraum, nämlich die trockene Buschsteppe, angepaßt. Dagegen ist die bei weitem schwerste Gattung der Familie, *Hydrochoerus*, trotz viel höheren Nahrungsbedürfnisses sehr standorttreu und relativ engräumig. In ihrem feuchten, warmen und deshalb nahrungsreichen Lebensraum kann sie sich dies erlauben. Ausgesprochen engräumig sind *Coelogenys* (Paka) und *Dasyprocta* (Goldhase, Aguti), die ja beide geradezu den Prototyp des Schlüpfers darstellen: stark rundrückig, vorne niedrig, durchaus dickungsgebunden. Bei den Meerschweinchen *Cavia* und *Kerodon* kommt zu den gewöhnlichen Schlüpfermerkmalen noch die geringe Körpergröße, welche ein Leben auf engem Raum und in dichter Siedlung besonders begünstigt.

Die kleinen Schlüpfer unter den pflanzenfressenden Säugetieren entfernen sich so wenig wie möglich von ihren vertrauten Schlupfwinkeln. Nur Brünstigkeit, Versprengtwerden durch Feinde und gewisse andere, wie Massenpsychosen wirkende Faktoren nicht einwandfrei geklärter Art (Lemming, Schneeschuh-Hase) können ihre Standorttreue zeitweise aufheben. So kommt es, daß manche von ihnen sich mit der Nähe menschlicher Siedlungen abfinden (Reh, Mazama), ja diese sogar bevorzugen,

wenn irgendeine menschenbedingte Besonderheit des Biotops ihrer Standorttreue Vorschub leistet.

Es ist bekannt, daß die Indianer sich auffallend wenige Haustiere geschaffen haben. Außer dem Hund, den ihre altweltlichen Vorfahren schon vor Jahrtausenden mitgebracht haben und der also nicht autochthon südamerikanisch ist, haben sie aus dem Guanako das Llama, aus dem Vicuña das Alpaka, aus dem wilden Truthuhn das zahme gemacht, aus der Baumente *Cairina* die sogenannte Türkenente und aus einer Wildschweinchenart der Gattung *Cavia* das zahme Meerschweinchen. Zielbewußte Züchtung liegt der Indianerpsyche nicht. Guanako und Vicuña drängen sich zur Domestikation geradezu auf, das weiß jeder, der Jungtiere dieser Kameliden von der Jagd nach Hause bringt und mit Staunen feststellt, daß ihr Anschlußbedürfnis dem Menschen geradezu lästig werden kann. Auch bezüglich der Meerschweinchen kann man von einer Präadaption zur Haustierwerdung sprechen. Diese besteht freilich nicht in einem sozialen Anschlußbedürfnis, sondern in ihrem den Menschen in Kauf nehmenden Festhalten an einmal angenommenen Unterschlupfen und der Scheu, sich wesentlich von ihnen zu entfernen.

Wir hatten einmal — im Nordosten Patagoniens — ein frischgefangenes Weibchen von *Kerodon australis* mit zwei Jungen in einer Kiste untergebracht und diese Kiste in eine leere Hütte gestellt, in der auch einer von uns zu schlafen pflegte. Wie alle wilden Meerschweinchen (und auch Kaninchen) blieben die Tiere zunächst scheu und unruhig. Bald gelang es ihnen, aus der Kiste zu entkommen, und sie gewöhnten sich nun daran, die Hütte zu bestimmten Stunden zu verlassen und unmittelbar vor deren Eingang im Gras zu äsen. Sobald sich jemand näherte, huschten sie in die Hütte hinein, in deren dunkeln Winkeln sie sich sicher fühlten. So taten sie selbst den ersten Schritt zur Domestikation und brachten mich zu der Vermutung, daß die Hüttengemeinschaft zwischen Mensch und Meerschweinchen, wie wir sie heute noch in Peru finden, auf ähnliche Weise entstanden ist, und allmählich zu domestikatorischer Veränderung des Erbgutes durch Entstehung und spielerisch-züchterische Bevorzugung echter Mutationen (z. B. Scheckung) geführt hat.

Rengger berichtet von *Dasyprocta*, daß man sie „frei herumlaufen lassen konnte, ohne daß sie entflohen wären". Sie zeigten also dasselbe Verhalten wie meine *Kerodon*. Daß die Indianer gerade *Cavia* domestiziert haben, ist wohl damit zu erklären, daß *Cavia* dort, wo sie vorkommt, häufig zu sein pflegt, daß sie eine geringe „Fluchtdistanz" (Hediger) hat, standorttreu und bezüglich des Unterschlupfes nicht wählerisch ist, sich bei geringem Futterverbrauch stark vermehrt, fast nie beißt. Ihre Haltung ist eigentlich nur eine Hüttengemeinschaft mit gegenseitiger Gewöhnung, deren Anfang leicht aus der Neigung aller Indianer zu erklären ist, Jungtiere nach Hause zu bringen und es dann weitgehend diesen selbst zu überlassen, ob sie dableiben wollen oder nicht. Das Fleisch dieser billigen, stets greifbaren Nahrungsquelle bietet den armen Indianern eine hübsche

Abwechslung in ihrer höchst einförmigen Ernährung und schmeckt besser als gedörrtes Llamafleisch, mit dem man überdies sparsam sein muß. Aus rein spielerischen Motiven blieben auftretende Farb- und Zeichnungsmutanten vor dem Kochtopf oder Bratspieß bewahrt, ebenso etwaige Defektmutanten psychischer Natur, welche ihre Träger bei den Weibern und Kindern beliebt machten. Die rasche Folge der Generationen begünstigte die Haustierwerdung.

IX.

Das Einbrechen der Pferde.

Die uns so rigoros und grausam vorkommende in Südamerika übliche Art des Pferdezähmens ist in Reiseberichten schon oft geschildert worden. Sie besteht im Gegensatz zu der bei uns üblichen Dressurmethode darin, daß das rohe, an freies, wildtierähnliches Weideleben gewöhnte Pferd unter Anwendung von Gewalt gefesselt, vollständig gesattelt, mit scharfer Kandare aufgezäumt und von besonders geeigneten Domadores de potros in jäher, kämpfender Auseinandersetzung seiner körperlichen und vor allem seiner psychischen Spannkraft beraubt wird. Bezeichnend ist dabei, daß das Pferd mit Sporen und Peitsche immerfort angereizt wird, sich vollkommen zu erschöpfen. Dieses Verfahren braucht nicht oft wiederholt zu werden. Nach wenigen Malen ergibt sich das Pferd ohne Widerstand dem Reiter, und allmählich wird es durch Gewöhnung und Erfahrung (Selbstdressur) zu einem ausgezeichneten Gebrauchstier, das sich bei der oft technisch gar nicht einfachen Vieharbeit der Gauchobetriebe aus der Situation heraus richtig verhält. Auf die Weide entlassen — Stall kommt ja fast nie in Frage — benimmt es sich nicht weniger selbstständig als „rohe" Tiere.

Werden Pferde gebraucht, so wird ein zahmer Trupp in engere Umzäunung (Corral) getrieben und man fängt sich mit dem Lasso die gewünschten heraus. Auf gut geleiteten Betrieben wird dies dadurch vermieden, daß die Pferde daran gewöhnt werden, sich auf ein Kommando in einer Reihe, die Hinterhand gegen die Umzäunung, aufzustellen. Man geht dann sehr behutsam und den Pferden zuredend oder pfeifend die Reihe der Pferdeköpfe ab und sucht aus. Man muß vermeiden, die Tiere zu erschrecken, denn sie bleiben meist ängstlich und kopfscheu. Es ist erstaunlich, daß ein eingebrochenes Pferd, dem man ein Halfter übergestreift oder auch nur einen Zügelriemen locker über den Hals gelegt hat, sich meist sofort ergibt, sich herausführen und satteln läßt.

Es kommt vor, daß Pferde beim Einbrechen Schaden nehmen. Bei den häufigen Stürzen und dem zuweilen nötigen Werfen des Pferdes vor dem erstmaligen Satteln ereignen sich nicht selten Knochenbrüche; besonders an heißen Tagen können sich auch Hitzschläge oder Herzfehler einstellen, die ja ein Pferd meist dauernd minderwertig machen. Bei schweren oder besonders wertvollen Rassepferden wird man die landesübliche Methode

möglichst mildern oder ganz vermeiden, im großen ganzen aber bewährt sie sich gut, weil sie rasch zum Ziele führt. In Pferdezuchtgebieten Südamerikas kann man ja den Verlust eines Tieres leicht verschmerzen. Jeder größere Betrieb besitzt Hunderte oder Tausende. Das Einbrechen von Maultieren ist schwieriger als das von Pferden. Ihr Widerstand ist zäher und ihr Verhalten besonders abrupt und unberechenbar.

Der schroffe Übergang von wildtierähnlicher Freiheit zur Hörigkeit, welcher durch das Einbrechen erzwungen wird, hat mir oft zu denken gegeben.

Bei einem gut, d. h. rücksichtslos und vollkommen eingebrochenen Pferd scheint jede Tendenz des Meidens oder der Abwehr ganz ausgelöscht zu sein, sobald es, wenn auch nur symbolisch, den Zaum des Menschen fühlt. Nur eine sehr lange Freiheit bringt es dazu, wieder Schwierigkeiten zu machen.

Für das Pferd bedeutet die Prozedur des Einbrechens ohne Frage einen schweren psychischen Schock, der in einem Tier mit so gutem Erinnerungsvermögen fast unauslöschlich nachwirkt. Dieses Erlebnis ist in höchstem Grade unlustbetont und muß eine große Angst vor Wiederholung erzeugen. Es wäre also zu erwarten, daß dieser Wiederholung mit allen Mitteln ausgewichen oder wenigstens ihrem Beginn Widerstand entgegengesetzt wird. Dies ist aber nicht der Fall. Ist die Aussichtslosigkeit des Widerstandes ebenfalls in der Erinnerung festgelegt? Diese Formulierung scheint mir falsch, denn sie würde ja eine Erkenntnis voraussetzen, die Verallgemeinerung einer Erfahrung, und durchaus der Norm widersprechen, daß erfahrungsbedingte Meidung umso stärker wird, je peinvoller das erste Erlebnis war. Es liegt nahe, in diesem Falle von Suggestion zu sprechen, wenn auch dieser Begriff kaum mehr ist als die Bezeichnung eines psychomechanisch rätselhaften Vorganges. Immerhin scheint es mir vorstellbar, daß gerade bei solchen Tieren, deren soziales oder herdenhaftes Zusammenleben sie zur Anerkennung einer Rangordnung prädestiniert, ein Erlebnis rücksichtsloser Unterwerfung einen Zustand der Resignation erzwingen kann, der solange erhalten bleibt, als die dabei erworbene Erfahrung immer wieder aufgefrischt wird durch die Selbstverständlichkeit, mit welcher der Sieger in jener entscheidenden Auseinandersetzung, hier der Mensch, die Unterwerfung voraussetzt und jeden Versuch, sich von ihr zu befreien, augenblicklich zum Scheitern bringt. Die Tradition des Gauchos, im Pferde nichts anderes als ein gefügiges Werkzeug zu sehen, kommt dem entgegen. Wenn man gesehen hat, mit welcher unbekümmerten, unsentimentalen Rücksichtslosigkeit Indianer und Mischlinge mit Tieren aller Art umzugehen pflegen und welche erstaunlichen Zähmungserfolge sie meist damit haben, so erkennt man, daß unsere Methode, Tiere durch Geduld und Mitgefühl vertraut zu machen, zwar entschieden schöner aber doch weniger nachdrücklich ist. Gerade bei den Huftieren ist ja bekannt, daß sie „Pedanten" sind und einmal durch Zwang und Gewöhnung eingefahrene Schemata des Verhal-

tens fest in ihr Harmoniebedürfnis zur Umwelt einbauen. Ich habe dies sehr eindringlich bei Hunderten von Maultieren beobachtet, die im Jahre 1927 am Ostrande des Chaco bei der Erschließung des Petroleumvorkommens zu Tode geschunden worden sind. Auf unbeschreiblich schlechten Wegen zogen sie die schwer mit Bohrmaterial und Proviant beladenen Wagen. Während der Ruhepausen hielten sie sich beim Weiden treu zu der ihnen beigegebenen Madrina, einer alten, zahmen Pferdestute, die eine Glocke trug. Wurde diese am Ende der Rast zu den Wagen gebracht, so folgten sie ihr ohne weiteres, und jedes stellte sich an seinen Platz im Gespann, obgleich es doch — nach menschlicher Vorstellung — wissen mußte, daß nun die Tortur weiterging. Sie erhielten dort zwar stets ein paar Hände voll Mais, und dies mag nicht ohne Bedeutung gewesen sein. Aber sei dem wie ihm wolle, sie waren nicht fähig zu der Assoziation, daß es doch praktischer wäre, während einer der Arbeitspausen, bei denen sie sich oft weit enfernten, das Weite zu suchen. Sie liebten ihre Madrina, ihren Platz am Karren und ihre Unterjochung unter einen Zwang. Auch sie waren, wenn auch auf andere Weise als die Pferde der Gauchos, „eingebrochen".

Angeführte Schriften.

Bierens de Haan, I. A., 1940: Die tierischen Instinkte. Leiden.

Grzimek, B., 1944: Die „Radfahrer-Reaktion", Z. Tierpsych., **6.**

Hediger, H., 1934: Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. Biol. Zentralbl., **44.**

„ 1935: Zur Biologie und Psychologie der Zahmheit, Arch. ges. Psych., **93.**

Heinroth, O., 1910: Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anatiden. Ber. V. Internat. Ornith. Kongr.

Köhler, O., 1940: Instinkt und Erfahrung im Brutverhalten des Sandregenpfeifers. S. B. Ges. Morph. Ökol., München, **49.**

„ 1943: Die Aufgabe der Tierpsychologie. Schr. Königsb. Gelehrten Ges. naturw. Kl., **18.**

Krieg, H., 1937: Luxusbildungen bei Tieren. Zool. Jb. Abt. Syst., **69.**

„ 1940: Als Zoologe in Steppen und Wäldern Patagoniens. München-Berlin.

„ 1948: Zwischen Anden und Atlantik. München.

Krumbiegel, I., 1938: Psychologisches Verhalten als Ausdruck der Phylogenese. Zool. Anz., **123.**

Laven, H., 1940: Beiträge zur Biologie des Sandregenpfeifers. J. Ornithol., **88.**

Lorenz, K., 1937: Über die Bildung des Instinktbegriffes. Naturwiss., **25.**

„ 1943: Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsych., **5.**

Räber, H., 1944: Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas bei einem Hausmarder. Rev. Suisse Zool.

Rengger, I. R., 1830: Naturgeschichte der Säugetiere von Paraguay. Basel.

Yerkes, R. M., 1912: The intelligence of earthworms. J. anim. Behav., **2.**

S-ES-M
[Munich]

VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG
MÜNCHEN

Otto Schindler

Der Königssee als Lebensraum

Erste Mitteilung über die bisherigen Ergebnisse

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
APR 25 1951
HARVARD
UNIVERSITY

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 1	S. 97—129	München, 1. Oktober 1950.

Der Königssee als Lebensraum

Erste Mitteilung über die bisherigen Ergebnisse

Von Otto Schindler

Der Königssee, im äußersten Südostzipfel Deutschlands gelegen, nimmt in mancherlei Hinsicht eine gewisse Zwischenstellung ein zwischen den Seen des bayerischen Voralpenlandes und den eigentlichen Alpenseen. Denn obwohl er sich hinsichtlich seiner Höhenlage von 602 m über dem Meeresspiegel und seiner Flächenausdehnung von 5,17 qkm — Länge 8 km, größte Breite 1,3 km — gut in die Reihe der Voralpenseen einfügen würde, zeigt er doch mancherlei Züge, die den Alpenseen eigen sind. Als auffallendste Eigenschaft ist die niedrige Wassertemperatur zu nennen, die Einschränkungen der Lebensmöglichkeiten für die Pflanzen- und Tierwelt bedingt. So ist z. B. die geringe Zahl der Fischarten des Königssees auffällig. Die relativ niedere Wassertemperatur, auf die später näher eingegangen werden soll, ist wiederum erklärlich durch die Lage zwischen hohen Bergen, die, besonders bei der schmalen Beckenform des Sees, eine kürzere tägliche Sonnenbestrahlung als bei freiliegenden Seen bedingt. Keiner der größeren deutschen Voralpenseen liegt so lange im Schatten der Berge wie der Königssee. Dazu kommt seine große mittlere Tiefe, die 93,1 m beträgt. Der Königssee ist damit — abgesehen vom Bodensee — der See des deutschen Voralpen- und Alpengebietes mit der größten mittleren Tiefe. Seine größte Tiefe beträgt nach den bisherigen Angaben 188,2 m*). Der Walchensee, der ihm in vieler Hinsicht am ähnlichsten ist und der eine maximale Tiefe von 192 m hat, besitzt nur eine mittlere Tiefe von 81,8 m. Der Bodensee aber, der größte und tiefste deutsche See des Alpenvorlandes, weist bei einer maximalen Tiefe von 252 m eine mittlere Tiefe von 100,1 m auf.

Erklärlich ist die große mittlere Tiefe des Königsees durch den fast überall steilen Abfall seiner Ufer. Nur das schmale Nord- und Südufer machen eine Ausnahme, und an diesen beiden Stellen kann man auch von einer Uferbank sprechen. Im Flachwasser des Nord- und Südufers treten ausgedehnte Characeenrasen auf, an denen im Frühjahr Hechte und Barsche laichen. An den Längsseiten aber fallen die Felswände überall steil in den See ab. Eine Ausnahme macht nur das Gebiet um St. Bartholomä. An manchen Stellen, vor allem im nördlichen Teil, an der sog. „Archenwand" und im sog. „Echo" erreicht schon wenige Meter vom Ufer der Seeboden

*) Bei Messungen im Juni 1950 stellte Fischer M. Stöckl (St. Bartholomä) östlich von Kessel eine Tiefe von 210 m fest. Am 16. 6. 1950 nahm ich gemeinsam mit Dr. Pietschmann und den beiden Fischern M. Stöckl und A. Cecconi eine Nachprüfung der Tiefenmessung mit einer geeichten Lotwinde vor. Bei 207 m (der Gesamtlänge des uns zur Verfügung stehenden Drahtseiles) kam das Lotgewicht noch nicht auf Grund. Eine merkliche Abtrift war bei unseren Messungen nicht festzustellen. Bei Echolotungen durch Dr. Brandt (Hamburg) im September 1950 wurde eine maximale Tiefe von 194 m gefunden. Eingehende Serienmessungen (gemeinsam mit Dr. Zorell) sind für die nächste Zeit vorgesehen.

eine Tiefe von 100 m und mehr, während andererseits die Felswände seiner Ufer mehr als 2000 m über den Seespiegel emporragen. Die Zuflüsse bestehen daher, mit Ausnahme des Zuflusses aus dem Obersee, fast ausschließlich aus Sturzbächen mit hohen Wasserfällen. Selbst der Eisbach, der durch das mitgeführte Gerölle am Aufstau des Schuttkegels von St. Bartholomä beteiligt war und ist, kann zumindest in seinem oberen, längeren Teil als steiler Gebirgsbach angesprochen werden. Entwässert wird der Königssee durch den Königsbach, der an seinem Nordende, beim Ort Königssee, ausmündet, und nach Lebling (1935) 1,5 bis 2 m^3/sec Wasser aus dem See führt.

Mit der Entstehung des Königssees haben sich Lebling und seine Mitarbeiter (Lebling u. a. 1935) eingehender beschäftigt. Sie sagen hierüber wörtlich: „Das Seebecken, das bis 420 m M.-H. absteigt und von da nach Norden ansteigt, kann also nur durch jugendliche tektonische Bewegung oder durch Eiserosion entstanden sein. Die erstere kann nicht nachgewiesen werden; auch ist das Becken trotz seiner Länge von 8 km reichlich kurz im Verhältnis zu einer Bewegung, die man sich doch als sehr weitreichend vorstellen muß. Es bleibt also nur die Annahme übrig, daß Eiserosion das Becken geschaffen habe". In der gleichen Arbeit wird dargelegt, daß die öfters ausgesprochene Annahme, der Königssee und der nahe seinem Südostende liegende Obersee hätten früher miteinander ein Becken gebildet, irrig ist. Die Folge der Ereignisse war nach diesen Autoren vielmehr: zunächst Abschmelzen des Gletschers in dem Gebiet zwischen Königssee-Dorf bis mindestens Sallet. Dadurch Entstehung des Königssees. Stillstand des Gletschers östlich von Sallet (also östlich vom Südufer) und Ablagerung einer Endmoräne im heutigen Gebiet zwischen Königssee und Obersee. Hierauf weiterer Rückgang des Gletschers bis Fischunkel (Ostufer des Obersees) und damit Entstehung des Obersees. Der Königsee und Obersee hingen danach also nie zusammen. Über der Endmoräne zwischen Königssee und Obersee soll nach Petzholdt (1843) Schutt eines Bergsturzes liegen. In der Arbeit von Lebling u. a. (1935) finden wir außerdem noch die Angaben, daß der Königssee ein Wasservolumen von 0,48 km^3 und ein Einzugsgebiet von 137,64 km^2 besitzt.

Auf die Untersuchung des Königssees wurde ich durch die in ihm vorkommenden Seesaiblinge *(Salmo salvelinus* L.*)* gelenkt, die hier in zwei Formen auftreten und zwar in der kleinen Form, den sog. „Schwarzreutern" und der großen Form, den sog. „Wildfangsaiblingen" (vergl. Schindler 1940).

Die Schwarzreuter erreichen meist nur eine Länge von 20 bis 23 cm und ein Gewicht von 70 bis 100 Gramm, während die Wildfangsaiblinge Gewichte von mehreren hundert Gramm bis zu 9 und 10 Pfund aufweisen. Die Hauptmasse wird von der kleinen Form gestellt. Sie ist auch von ausschlaggebender Bedeutung für die Fischerei des Sees; von den Wildfangsaiblingen werden alljährlich nur einige Exemplare gefangen. Die Frage, ob es sich um zwei Rassen, Wuchsformen oder nur um verschieden alte — und dadurch verschieden große — Tiere der gleichen Art handelt, harrt noch

der letzten Klärung. Sie ist nicht nur von wissenschaftlichem Interesse, sondern auch für die Fischerei von Wichtigkeit, weil sie der Schlüssel zur richtigen Befischung des Sees ist.

Bei meinen Untersuchungen konnte ich selbstverständlich nicht bei der Feststellung der verschiedenen Merkmale der Saiblinge stehen bleiben, wollte ich kein einseitiges Bild bekommen. Vielmehr mußte damit die Erfassung des Königssees als Lebensraum Hand in Hand gehen. So ergab sich die Notwendigkeit, vor allem Wassertemperaturmessungen vorzunehmen und den Nahrungsreichtum des Sees zu überprüfen; sind doch Temperatur und Nahrungsmenge die beiden Faktoren, die das Wachstum der Fische am stärksten beeinflussen. Zu ihnen treten verschiedene andere Umweltbedingungen, die gleichfalls so weit als möglich berücksichtigt wurden. Die vorliegende Veröffentlichung kann nicht den Anspruch erheben eine abschließende Bearbeitung zu sein. Noch harren viele Fragen ihrer endgültigen Lösung. Die für sie notwendigen Arbeiten sind für die Folgezeit in Aussicht genommen und sollen mit einer monographischen Darstellung des Königssees als Lebensraum ihr Ende finden.

Allen denen, die mich bei der Durchführung meiner Arbeit unterstützt haben, möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank sagen. Zu besonderem Dank bin ich Herrn Geheimrat Prof. Dr. R. Demoll verpflichtet, der meine Arbeiten in jeder Hinsicht förderte und dessen Rat und Anregungen mir außerordentlich wertvoll waren. Herr Dr. Hans Liebmann übernahm die Bestimmung fast aller Planktonorganismen und unterstützte mich auch sonst bei der Auswertung der Planktonfänge weitestgehend. Herr Prof. Dr. Erich Wagler prüfte die Bestimmung einiger Plankton-Crustaceen nach und lieh mir seinen wertvollen Rat in verschiedenen Fragen. Beiden Herren sei an dieser Stelle herzlich gedankt. Die Verwaltung der staatlichen Gärten, Schlösser und Seen in München sowie der Landesfischereiverband Bayern übernahmen im Jahre 1947 je einen Teil der Kosten für die Fahrten an den Königssee, die Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft stellte mir ab 1949 einen Reisekostenzuschuß zur Verfügung. Ihnen, sowie allen denen, die ich nicht namentlich nennen konnte, danke ich für die Unterstützung und Förderung meiner Arbeit.

Temperaturverhältnisse des Königssees.

In den Jahren 1947, 1948 und 1949 wurden in der Zeit von Ende Mai bis Anfang November Temperaturmessungen von Dr. Geßner und mir vorgenommen. Dr. Geßner war so freundlich, mir seine Messungsergebnisse zur Verfügung zu stellen, so daß sie hier mit verwertet werden können. Bei den Messungen fand jeweils ein Kippthermometer von Richter & Wiese, Berlin, Verwendung.

Beim Vergleich der Wassertemperaturverhältnisse des Königssees mit denen anderer oberbayerischer Voralpenseen fallen insbesondere die niedrigen Wassertemperaturen dieses Sees — vor allem unter 3 m bzw. 5 m Tiefe — und die hochliegende Sprungschicht auf (Abb. 1). Auf die außer-

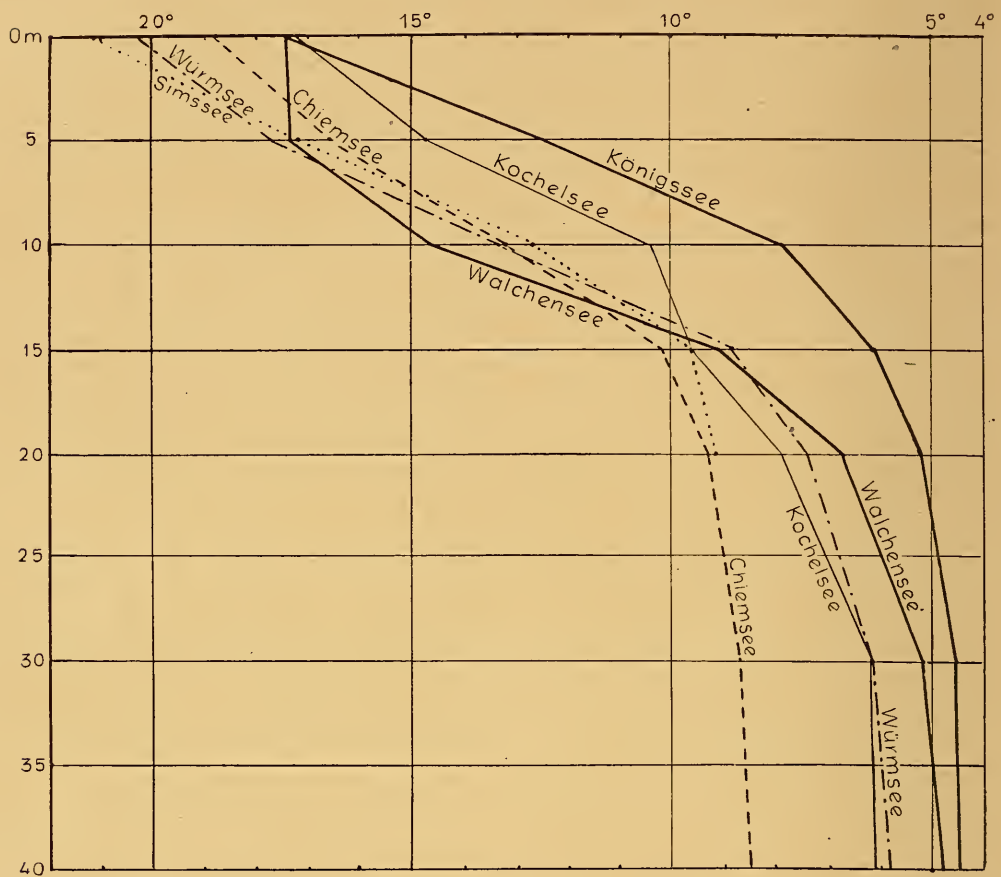


Abb. 1 Durchschnittstemperatur Juni mit September

gewöhnlich hochliegende Sprungschicht hat bereits Geßner (1948) hingewiesen. Er führt sie auf die geschützte Lage des Sees, der eng zwischen hohen Bergen eingeschlossen ist, zurück. Ich kenne den Königssee von meinen ungefähr 30 — jeweils mehrtägigen — Besuchen recht gut und weiß auch, daß er zwar manchmal tagelang recht heftigen Nord- und Südwinden ausgesetzt ist, die einen hohen Wellengang bedingen, daß aber andererseits wohl die längere Zeit des Jahres seine Wasserfläche spiegelglatt daliegt, so daß im großen und ganzen gesehen die Bezeichnung des Königssees als windgeschützter See berechtigt erscheint.

Leider liegen keine Windmessungen vom Königssee selbst vor. Die nächste Beobachtungsstelle des Deutschen Wetterdienstes liegt in Berchtesgaden. Beim Vergleich der Beobachtungsergebnisse über Windhäufigkeit und mittlere Windstärke der Beobachtungsstellen in Berchtesgaden, Prien-Stock (Chiemsee) und Tegernsee zeigt sich, daß in den Jahren 1948 und 1949 die Windhäufigkeit an allen drei Orten zwar ungefähr gleich, die mittlere Windstärke in Berchtesgaden jedoch viel geringer war als an den bei-

den anderen Orten *). Nun liegt aber Berchtesgaden viel offener als der Königssee, der durch die hohen Berge vor allem gegen West- und Ostwinde fast vollkommen geschützt ist. Für den Königssee sind praktisch nur die Nord- und Südwinde von Bedeutung.

Selbst im Vergleich zum Walchensee, der mit ihm — was die Lage zwischen hohen Bergen anbelangt — die größte Ähnlichkeit unter den größeren oberbayerischen Voralpenseen besitzt, ist er mit Recht als windgeschützt zu bezeichnen. Der Walchensee ist gerade bei gutem Wetter täglich von 10 Uhr Vormittag bis in die Nachmittagsstunden sehr starkem Wind ausgesetzt, der von Norden her über das Joch herabbraust. Hier konnte ja auch Demoll (1922) die deutlich ausgeprägten Temperaturwellen (seiches) feststellen, die durch den starken Wind bedingt sind und die bewirken, daß man an der gleichen Stelle in bestimmter Tiefe innerhalb kurzer Zeit die verschiedensten Temperaturen — Differenzen von 15° C und mehr — feststellen kann. Derartige Temperaturwellen sind also beim Königssee nur zu gewissen, ganz beschränkten Zeiten zu erwarten, während in den langen windstillen Perioden eine ziemlich ungestörte Sprungschicht vorhanden ist, die relativ hoch liegt. Die Durchmischung der oberen 10 bis 15 m Schicht mit dem warmen Oberflächenwasser kann im Königssee offenbar nicht so intensiv erfolgen und keine so starke Tiefenwirkung haben wie bei offengelegenen Seen. Der Haupttemperaturabfall lag an allen Untersuchungstagen während der Sommermonate zwischen 0 und 5 m — meist zwischen 3 und 5 m — (vergl. Tabelle 1). Am 28. September 1947 war der maximale

Tabelle 1 **Wassertemperaturen des Königssees.**

Meter	30. V. 47	4. VII. 47	13. VIII. 47	28. IX. 47	2. IX. 48	8. IX. 48	5. XI. 49
0	17.2°	22.4°	18.6°	16.1°	15.9°	14.4°	8.4°
3	15.7°		18.3°		13.37°	14.3°	8.2°
5	12.4°	14.6°	12.1°	15.3°	9.3°	10.4°	8.2°
10	7.7°	8.9°	7.9°	9.1°	6.8°	6.9°	8.1°
15	6.2°		6.2°	6.3°			8.0°
20	5.3°	5.1°	5.3°	5.3°	5.4°		7.3°
30			4.6°				4.7°
40	4.5°	4.5°	4.4°				
50	4.5°		4.4°	4.55°		4.43°	
185						5.1°	

*) Das Zentralamt des Deutschen Wetterdienstes stellte mir in freundlicher Weise die Ergebnisse der Windbeobachtungen an den drei genannten Orten zur Verfügung.

Temperaturabfall zwischen 8 und 10 m festzustellen, für diese Jahreszeit noch immer eine relativ hohe Lage, wenn man bedenkt, daß die Herbstvollzirkulation sicher bereits eingesetzt hatte. Bei einer Temperaturmessung am 5. November 1949 lag die Sprungschicht zwischen 20 und 25 m Tiefe. Damals ergab die Messung bei $^1/_2$ m 8,4°C, 20 m 7,3°C und 25 m 4,7°C.

In der Arbeit von Bohmann, Froese u. a. (1939), die in den Jahren 1938/39 Temperaturmessungen an fünf Seen Oberbayerns und zwar am Würmsee, Chiemsee, Kochelsee, Simssee und Riegsee durchgeführt haben, sind Wassertemperatur-Tabellen gegeben, aus denen ersichtlich ist, daß eine derart hohe Sprungschicht in keinem der untersuchten Seen vorhanden ist. Der Haupttemperaturabfall liegt in den Seen vielmehr, mit Ausnahme ganz weniger Untersuchungstage, in den Monaten Juni mit September zwischen 5 und 10 m oder 10 und 15 m. Nur beim Kochelsee lag an 5 von 18 Untersuchungstagen der größte Temperatursprung zwischen 0 und 5 m und beim Simssee war lediglich am 28. August 1938 das gleiche der Fall. Nimmt man jedoch den Durchschnitt aus allen Messungen der genannten Zeit, dann ergibt sich der Haupttemperatursturz beim Chiemsee, Simssee und Kochelsee in der Wasserschicht von 5 bis 10 m und beim Würmsee zwischen 10 und 15 m. Nach Kühl (1928) lag im Walchensee in der Zeit vom Juli mit September 1921 die Sprungschicht zwischen 6 und 15 m, und zwar sank sie mit fortschreitender Jahreszeit tiefer. Während sie im Juni und Juli zwischen 6 und 12 m beobachtet wurde, hatte sie sich im September in die Zone zwischen 12 und 15 m verlagert. Bei Berechnung des Durchschnittes der Wassertemperatur in den genannten Zeiten zeigt sich im Walchensee der Haupttemperatursturz zwischen 10 und 15 m. Auch in diesem, dem Königssee an und für sich am ähnlichsten größeren Voralpensee ist also eine tiefere Lage der Sprungschicht festzustellen, die wohl vor allem durch die Durchmischung der oberen warmen Wasserschicht mit den kälteren unteren Schichten als Folge der Einwirkung des Windes zu erklären ist. In Abb. 1, der graphischen Darstellung der Mitteltemperaturen in der Zeit vom 1. Juni bis 30. September aller genannten Seen, kommt dies ganz deutlich zum Ausdruck. Ebenso ist aus dieser Abbildung ersichtlich, daß der Königssee in den Sommermonaten die niedersten Mitteltemperaturen aufweist. Nur die Oberflächen-Durchschnittstemperatur des Kochelsees und Walchensees ist in den Sommermonaten ungefähr gleich der des Königssees. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß der Sommer 1947, in dem die meisten Temperaturmessungen im Königssee vorgenommen wurden, extrem warm war, so daß der Königssee in normalen Jahren vielleicht noch schlechter abschneiden würde.

Bis zu 10 m Tiefe nimmt die Differenz der Durchschnittstemperatur zwischen Königssee und den anderen genannten Seen immer mehr zu. Im Extrem beträgt sie bei 10 m 5,8°C, bei 15 m 5,7°C. Auch in 20 m Tiefe ist sie immer noch 2,1 bis 3,9°C. Die Differenz der Durchschnittstemperatur zwischen Königssee und den anderen fünf Seen schwankt in der Zeit vom 31. Mai bis Ende September in folgenden Grenzen:

0 m	5 m	10 m	15 m	20 m
-0,16 bis 4,2°	2,3 bis 5,3°	3,6 bis 5,8°	2,8 bis 5,7°	2,1 bis 3,9°.

Schon in 15 m Tiefe herrschen also im Königssee während der heißesten Monate des Jahres Temperaturen, die ziemlich weit unter dem Optimum für kaltstenotherme Fische liegen, selbst für unsere am meisten kälteliebende Fischart, den Seesaibling. Für ihn dürften Temperaturen von 7 bis 8°C und knapp darüber das Optimum darstellen, während das Temperaturoptimum für die gleichfalls kaltstenothermen heimischen Forellen, soviel bekannt, höher liegt. Die Mitteltemperatur der 0 bis 40 m Schicht, also der Hauptwohnschicht der Fische, liegt im Königssee um mindestens 1°C (in den Monaten Juni mit September) tiefer als in den erwähnten fünf Seen und um 2,4°C tiefer als im Bodensee *). Selbst wenn man einwenden würde, daß die Temperaturmessungen an den verschiedenen hier genannten Seen aus verschiedenen Jahren stammten und daher kein genaues Bild geben könnten, so wird doch durch sie eine gewisse Übersicht geschaffen. Es handelt sich in unserem Fall ja gar nicht darum, ob die Temperaturdifferenz bei Messungen im gleichen Jahr an allen genannten Seen um Zehntelgrade gegen die hier mitgeteilten Zahlen abweicht oder nicht. Vielmehr soll gezeigt werden, daß das Wasser des Königssees während der Sommermonate im Durchschnitt bedeutend kühler ist als das der größeren süddeutschen Voralpenseen. Dieser Zweck ist durch die Angaben wohl erreicht, umso mehr, als die meisten Temperaturmessungen im Königssee aus dem extrem warmen Sommer 1947 stammen, in dem die Wassererwärmung offensichtlich überdurchschnittlich war. Über die Auswirkung dieser niederen Wassertemperaturen des Königssees auf die Wassertiere, besonders die Fische, soll später die Rede sein.

Erwähnt sei noch, daß die Wassertemperatur des Königssees in den größten Tiefen wieder zunimmt, wie ich bei einer Messung am 8. September 1948 selbst feststellen konnte. Diese Erscheinung ist bereits bekannt und wird auf die Erdwärme in diesen großen Tiefen zurückgeführt (Halbfaß 1923, S. 205).

Der Temperaturanstieg von 50 bis 185 m Tiefe betrug bei der Messung am 8. September 1948 0,67°C, von 150 bis 185 m 0,3°C. Ich beabsichtige, in der kommenden Zeit diese Tiefenmessungen zu wiederholen, um noch genauere Daten zu erhalten. Andere, tiefere Seen, wie z. B. der Bodensee mit 252 m Maximaltiefe, zeigen diese Erscheinung nicht. Beim Königssee gibt wohl seine schmale Beckenform den Ausschlag dafür, daß er zu den meromiktischen Seen, also den Seen mit unvollkommener Zirkulation gehört. Ausschlaggebend ist vor allem, daß beim Temperaturrückgang im Herbst und Winter die Zirkulation nicht bis zum Boden durchgreift (vergleiche Findenegg 1937).

*) Die Angaben über die Wassertemperatur des Bodensees sind der Arbeit von E. Wagler (1941) entnommen.

Plankton.

Die Veröffentlichungen über die Zusammensetzung des Königssee-Planktons sind sehr spärlich. Brehm (1906) gibt nach einem Fang von 16. 8. 1904 aus 0 bis 15 m Tiefe im südlichen Teil des Sees nur 6 Arten von Zooplanktonten an und zwar *Diaptomus bacillifer*, *Cyclops strenuus*, *Daphnia hyalina*, *Ceriodaphnia quadrangula* var. *hamata*, *Bosmina coregoni* und *Asplanchna priodonta*. Ferner schreibt er: „Das Litorale des Südufers war von großen Mengen des *Simocephalus vetulus* und der *Peratacantha truncata* bevölkert; seltener fand sich *Pleuroxus aduncus* Jurine, *Acroperus angustatus* Sars und ein kleiner *Chydorus* (wohl *sphaericus*)". Brehm und Zederbauer (1906) führen als erwähnenswert das Auftreten von *Diaptomus bacillifer* Kölbel in dem nur 600 m hoch gelegenen Königssee an, da diese Art sonst nur in den Seen der Hochgebirgszone gefunden würde. Außerdem bildet er nach diesen Autoren die Grenze zwischen den *Heterocope* - führenden westlichen Seen des Voralpengebietes und dem fast *Heterocope* - freien Seengebiet des Salzkammergutes.

In meinen Proben fanden sich:

von Crustaceen:	*Daphnia longispina* O. F. Müller
	Ceriodaphnia quadrangula O. F. Müller
	Bosmina coregoni Baird
	Diaptomus bacillifer Kölbel
	Cyclops strenuus Fischer
von Rotatorien:	*Asplanchna priodonta* Gosse
	Keratella cochlearis (Gosse)
	Keratella quadrata (Müll.)
	Notholca longispina (Kell.)
	Brachionus urceus L.
	Polyarthra spec.*
von Protozoen:	*Ceratium hirundinella* O. F. Müller
	Dinobryon sertularia Ehrbg.
	Stobilidium spec.
	Prorodon oder *Nassula* spec.
	ein Heliozoon der Gattung *Actinophrys* mit grünen Cromatophoren (nur in einer Probe vom November 1949 vereinzelt).
von Phytoplanktonten:	
Diatomeen:	*Asterionella formosa* Hassall
	Synedra acus Kg.
	Melosira botanica (nur November 1949)
Jochalgen:	*Closterium* spec.

*) Eine Bestimmung der Art war bei dieser sowie bei anderen kleinen und zarten, gegen Formolfixierung empfindlichen Arten nicht möglich. Sie waren durch die Formolfixierung zu stark deformiert.

Grünalgen: *Spirogyra* spec. einige ganz vereinzelt auftretende Formen, deren Bestimmung in fixiertem Zustand nicht möglich war.
Blaualgen: *Microcystis* spec. (Wasserblüte im Mai 1948)
Phormidium spec.

Außerdem enthält das Königssee-Plankton sicher noch eine Reihe anderer kleiner Planktonten (besonders Protozoen), die in den mit Formol fixierten Proben nicht mehr festzustellen waren. Hier wird eine Untersuchung lebenden Planktons, die in nächster Zeit vorgesehen ist, wahrscheinlich noch manche Aufschlüsse bringen. Alle bisher gefundenen Arten sind in der Tabelle 2 angeführt. Die Zahlen in den einzelnen Rubriken geben jeweils die relative Häufigkeit der Art in der betreffenden Probe an. Die Mengendifferenzierung ist auf Grund einer Durchsicht von je 100 Blickfeldern (Leitz Mikroskop, Okular Nr. 6, Objektiv Nr. 3) aufgestellt. Die ganze Probe befand sich zur Untersuchung in einer Petrischale von 8 cm Durchmesser, die Höhe der Wasserschicht betrug $^1/_2$ cm. Das durchschnittlich einmalige Auftreten eines Planktonten ist mit 1, das durchschnittlich zweimalige mit 2, das durchschnittlich dreimalige mit 3, das durchschnittlich viermalige mit 4 und das durchschnittlich mehr als viermalige mit m bezeichnet. Wenn ein Planktont selten, also nur in einem Teil der Blickfelder vorhanden war, wird dies durch ein v gekennzeichnet. An Hand der Tabelle lassen sich über Häufigkeit und Verbreitung der einzelnen Planktonten folgende Feststellungen machen:

Beim Crustaceen-Plankton zeigt sich ein gewisses diametrales Verhalten der Arten *Daphnia longispina* O. F. Müller und *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Müller einerseits und der Arten *Cyclops strenuus* Fischer und *Diaptomus bacillifer* Kölbel andererseits. Während nämlich die ersten beiden Formen ihre Maximalentwicklung in der warmen Jahreszeit haben, zeigen die beiden letzteren Formen besonders starke Entwicklung während der kühleren Monate. Sehr deutlich war dies im extrem warmen und trockenen Sommer 1947.

In der Probe vom 11. Mai 1947 sind *Cyclops strenuus* Fischer und *Diaptomus bacillifer* Kölbel in sehr großer Menge festzustellen, während *Daphnia longispina* O. F. Müller und *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Müller nur ganz vereinzelt zu finden sind. Am 17. August dagegen, also nach zwei heißen Sommermonaten, zeigte sich ein geradezu entgegengesetztes Bild. Die beiden Cladoceren *Daphnia longispina* und *Ceriodaphnia quadrangula* beherrschen infolge ihrer Massenentwicklung vollkommen das Bild, während die Copepoden bedeutend abgenommen haben (Abb. 2 u. Fig. 18 u. 19). Von einer Zunahme der Cladoceren ist in der Probe, die ich am 3. Juli 1947 nahm, noch nichts zu bemerken, die Massenentwicklung hat also frühestens Mitte Juli eingesetzt, und ich nehme an, daß sie direkt explosionsartig bei Erreichung der Optimaltemperatur stattfand. Das ist also ein analoges Verhalten, wie es in kleinen und seichten Gebirgstümpeln in Höhen von über 1500 m gelegentlich zu beobachten ist, in denen man nach heißen Sommermonaten geradezu einen Brei von Cladoceren antreffen kann. Sicherlich benötigen die beiden Arten

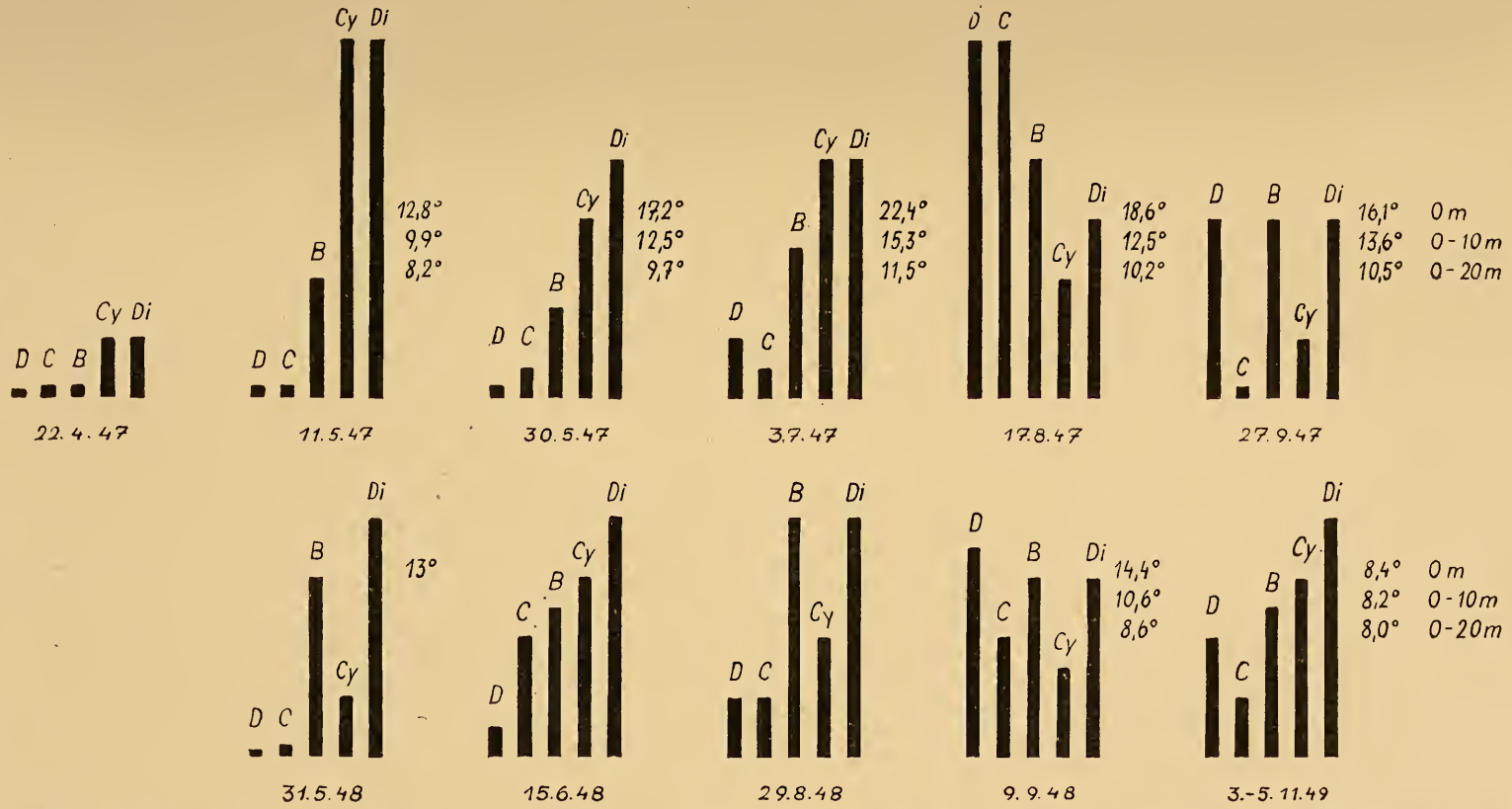


Abb. 2 [Relative Häufigkeit der einzelnen Planktonten in den Proben der Jahre 1947, 1948 und 1949. Die Höhe der Säulen gibt vergleichsweise die Menge der Planktonart an (vergleiche Tabelle 2).
D = Daphnia, C = Ceriodaphnia, B = Bosmina, Cy = Cyclops, Di = Diaptomus.

	Probe vom 22. 4. 1947	11. 5. 1947	30. 5. 1947	3. 7. 1947	17. 8. 1947	27. 9. 1947	31. 5. 1948	15. 6. 1948	29. 8. 1948	9. 9. 1948	3.—5. 11. 1949
Daphnia longispina	v	v	v	1	m	3	v	v—1	1	3—4	2
Ceriodaphnia quadrangula	v	v	v—1	v—1	m	1	v	2	1	2	1
Bosmina coregoni	v	2	1—2	3—4	4	3	3	2—3	4	3	2—3
Diaptomus bacillifer	1	m	4	4	3	3	4	4	4	3	3
Cyclops strenuus	1	m	3	4	2	1	1	3	2	1—2	3
Ephippien v. Daphnia	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	v
Nauplien	1	3	3	3	3	4	2	1—2	2—3	2	4
Asplanchna priodonta	—	v	v—1	1	v—1	1	2—3	1—2	1	1	1
Keratella cochlearis	v	v	1	v	1	v	1	1	1	v—1	v—1
Keratella quadrata	v	v	v	v	v	v	—	—	—	—	—
Notholca longispina	1	3	4—m	4	2	2	m	2—3	2	2—3	3
Brachionus urceus	—	—	v—1	—	1	v	3	1—2	—	—	v
Polyarthra spec.	v	—	—	—	—	—	—	—	—	—	v
Ceratium hirundinella	v	v	1	v	v	1	v—1	1	—	v—1	v
Dinobryon sertularia	—	v	1	3	—	—	v	v—1	—	v—1	—
Strobilidium spec.	—	—	—	—	—	—	v	—	—	—	—
Prorodon oder Nassula spec.	v	—	v	—	—	—	—	—	—	—	—
Heliozoon d. Gattg. Actinophrys	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	v
Asterionella formosa	m	3	1	v	v	v	1	1	1	1	1
Synedra acus	4	4	4	—	—	—	2	1	—	—	—
Melosira botanica	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	v
Closterium spec.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	v
Spirogyra spec.	—	—	—	—	1	1	v—1	—	—	v	1
Microcystis spec.	—	—	—	—	—	—	m	2	—	—	—
Phormidium spec.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	v

Tabelle 2. Übersicht über die Häufigkeit der einzelnen Planktonten in den Proben (Vertikalzüge) von 0—40 m.

Daphnia longispina und *Ceriodaphnia quadrangula* zur Massenentwicklung eine entsprechend hohe Wassertemperatur.

Auf Abb. 2 ist jeweils die Oberflächentemperatur, die Mitteltemperatur der 0 bis 10 m Schicht und die Mitteltemperatur der 0 bis 20 m Schicht eingetragen. Es ist ersichtlich, daß die Mitteltemperaturen im Juli 1947 ein Maximum erreicht haben, das offenbar die Massenentwicklung der beiden Cladocerenarten ausgelöst hat. Schon im August 1947 ist das Temperaturmaximum überschritten, und damit geht langsam aber stetig eine Abnahme der beiden Cladocerenarten Hand in Hand.

Im Sommer 1948, der in seiner ersten Hälfte recht regenreich war und in dem aller Wahrscheinlichkeit nach nie so hohe Wassertemperaturen wie im Jahre 1947 erreicht wurden, fand ich in meinen Proben keine derartige Massenentwicklung der beiden erwähnten Arten wie bei dem Fang vom 17. August 1947. Aber auch hier ist schon nach einer kurzen Schön- und Warmwetterzeit in der zweiten Augusthälfte und in den ersten Septembertagen ein starkes Ansteigen der Zahl von *Daphnia longispina* und *Ceriodaphnia quadrangula* in den Planktonproben zu sehen. Beim Vergleich der Proben vom 29. August 1948 und 9. September 1948 (Abb. 2) wird dies deutlich, wobei zu berücksichtigen ist, daß die Wassermasse der oberen Schicht des Sees sich viel langsamer als die Luft erwärmt. Am 29. August 1948 hatte sich also das warme Wetter noch nicht bemerkbar gemacht, am 9. September 1948 aber ist die in der Zwischenzeit erfolgte starke Vermehrung der beiden Cladocerenarten deutlich festzustellen. Leider stehen mir aus der Zeit zwischen Ende August und Anfang September 1948 keine Wassertemperaturmessungen zur Verfügung, ich kann bloß an Hand der Wetterkarte feststellen, daß die Lufttemperatur relativ hoch war (Tageshöchsttemperatur häufig über 20°C).

Eine für den Königssee anscheinend relativ seltene Erscheinung konnte ich am 31. Mai 1948 beobachten. Nach starken Regenfällen, durch die der Eisbach, der auf dem Schuttkegel von St. Bartholomä in den Königssee mündet, viel Wasser gebracht hatte, trat eine von mir vor- und nachher nie beobachtete Massenentwicklung der kolonienbildenden Blaualge *Microcystis* spec. auf, die eine starke Trübung des Wassers zur Folge hatte. Man konnte direkt von einer Wasserblüte sprechen, wie sie ja sonst eigentlich nur in warmen und verhältnismäßig seichten Seen und Teichen beobachtet wird. Am Tage vorher, also am 30. Mai 1948, schien es, als ob viel Pollenstaub auf dem Wasser liege. Leider kam ich am 30. Mai erst abends am Königssee an und damit zu spät zur Untersuchung an diesem Tag. Am 31. Mai früh aber war vom Pollenstaub an der Wasseroberfläche nichts mehr zu sehen und nur noch die starke Trübung des Wassers durch *Microcystis* spec. bei den Planktonfängen zu beobachten.

In diesem Zusammenhang verdient vielleicht eine Beobachtung der Fischer Erwähnung. Sie behaupten, in Jahren, in denen viel Pollenstaub auf dem Wasser liegt, trete eine „Hechtseuche" auf. Ein großer Teil der gefangenen Hechte habe dann eitrige Stellen auf dem Körper und viele stür-

ben an dieser Krankheit. Man könnte wohl an die Hechtpest denken. Leider ist es mir noch nie gelungen, derartige Hechte zu erhalten, obwohl ich die Fischer wiederholt bat, kranke Hechte sofort einzusenden. Ich selbst habe trotz meiner wiederholten Besuche des Königssees das erste Mal Ende Mai 1948 Pollenstaubtreiben auf der Wasseroberfläche beobachten können. Ich erwähne diese Erscheinung hier auch nur, um darauf aufmerksam zu machen; denn es wäre ja möglich, daß andernorts bereits Ähnliches beobachtet wurde.

Da bereits öfter die Vermutung ausgesprochen worden war, daß die Schwarzreuter des Königssees, die sich fast ausschließlich von Plankton ernähren, an Nahrungsmangel litten und deshalb so klein blieben, stellte ich vor allem die Planktonmenge dieses Sees in der Zone von 0 bis 40 m fest. Diese Zone von der Wasseroberfläche bis zu 40 m Tiefe, die weiterhin als obere Wasserzone bezeichnet wird, wurde vor allem von Wagler und seinen Mitarbeitern als die Wohnschicht der Renken erkannt, oder besser gesagt als die Schicht, in der die planktonfressenden Renken sich vor allem zum Nahrungserwerb aufhalten. Wagler und seine Mitarbeiter haben bei ihren zahlreichen Untersuchungen der Seen des deutschen Voralpengebietes stets die Planktonmenge dieser Wasserschicht gemessen. Zum Vergleich der Produktionskapazität des Königssees mit der anderer Seen des Voralpengebietes, in denen gutes Wachstum der planktonfressenden Fische (vor allem der Renken) festgestellt ist, mußte diese Tatsache also berücksichtigt werden. Nun könnte eingewendet werden, die Saiblinge leben in den meisten Fällen auch noch weit unter 40 m Tiefe. Dies stimmt wohl, in der Hauptwachstumsperiode aber, also in den Sommer- und frühen Herbstmonaten, halten sie sich, zumindest zur Nahrungsaufnahme, in den oberen 40 m auf, und ich nehme auf Grund meiner Beobachtungen am Königssee an, daß sie auch in der übrigen Zeit zur Nahrungsaufnahme in diese Schicht aufsteigen. In den oberen Wasserschichten werden sie daher auch in den Monaten Mai, Juni, Juli und teilweise noch im August in den frühen Morgenstunden mit dem Zugnetz gefangen.

Aus den angeführten Gründen wurde in den Jahren 1947, 1948 und 1949 eine Reihe von Fängen mit dem (schon in mehreren Arbeiten von E. Wagler und seinen Mitarbeitern erwähnten) „Normalnetz" von $^1/_4$ m² Öffnung und ca 1 m² filtrierender Gazefläche (Müllergaze Nr. 8) ausgeführt. Außerdem wurde eine Reihe von Stufenfängen, bzw. Schließnetzfängen von 10 zu 10 m, sowie von 0—3 m, 0—5 m und je ein Fang von 40 bis 80 m, bzw. 40 bis 60 m vorgenommen. Die gleich nach dem Fang mit Formol fixierten Proben ließ ich 24 Stunden in Meßzylindern (für 50 bzw. 100 ccm) absetzen und stellte dann die Menge des sedimentierten Planktons fest. Das Ergebnis ist aus Tabelle 3 ersichtlich.

Vergleicht man nun die von mir im Königssee in der Schicht von 0 bis 40 m in der Zeit vom 30. Mai bis Ende September festgestellten Planktonmengen mit den Mengen, die Bohmann, Froese u. a. (1939) von Anfang Juni bis Ende September 1938 im Chiemsee, Würmsee und Kochelsee fan-

den, dann ist festzustellen, daß der Königssee diesbezüglich an zweiter Stelle steht. Er wird nur vom Würmsee übertroffen. Als Durchschnittsplanktonmengen ergaben sich:

Würmsee: 50,3 ccm
Königssee: 42,1 ccm
Chiemsee: 34,3 ccm
Kochelssee: 32,0 ccm

Man mag die Zahl der Proben noch als zu gering für ein abschließendes Urteil erachten. Immerhin geben sie ein ausreichend klares Bild für unseren Zweck. Es sei übrigens ausdrücklich erwähnt, daß ich auch schon in den Jahren 1932 bis 1939 zahlreiche Proben in der gleichen Weise aus dem Königssee entnommen habe, wodurch das zur Verfügung stehende Untersuchungsmaterial in beträchtlichem Umfang vergrößert erschien. Auch damals ergab sich stets, daß der Königssee über eine verhältnismäßig hohe Planktonmenge in den Sommermonaten verfügt. Wegen des Verlustes sämtlicher Unterlagen während des Krieges kann ich aber leider keine ins Einzelne gehenden Angaben mehr machen. Jedenfalls läßt sich nach dem Vergleich der Planktonmengen sagen, daß Nahrungsmangel nicht der Grund für ein schlechtes Wachstum planktonfressender Fische des Königssees sein kann, denn im Chiemsee und Kochelsee, die eine geringere Planktonmenge aufweisen, ist das Wachstum der Planktonfresser unter den Fischen normalerweise gut. Auf diese Frage soll später noch näher eingegangen werden.

Während also hinsichtlich der Planktonmenge der 0 bis 40 m Zone der Königssee sich in die Reihe der drei genannten oligotrophen Seen Oberbayerns gut einfügt, zeigt er in Bezug auf die Vertikalverteilung Abweichungen. Auf Grund von Stufenfängen konnte nämlich festgestellt werden, daß die Hauptmasse des Planktons sich in der Zeit von Ende Mai bis Ende September in der Wasserschicht zwischen 0 und 10 m aufhält (vergleiche Tabelle 3 und Abb. 3). Die geringste Planktonmenge zeigt sich bei den Proben vom 31. Mai 1948, 15. Juni 1948, 3. Juli 1948 und 26. und 27. September 1947 in der Schicht von 10 bis 30 m Tiefe, während an diesen Tagen zwischen 30 und 40 m wieder eine Zunahme zu verzeichnen ist. Im Monat August 1947 und Anfang September 1948 hingegen nimmt die Planktonmenge der oberen Wasserzone gegen die Tiefe zu beständig ab. In den Proben vom 3. bis 5. November 1949 ist ein Minimum in der 20 bis 30 m Schicht festzustellen, dem in der Schicht von 30 bis 40 m wieder eine Zunahme folgt. Die Planktonmengen des Würmsees, Chiemsees und Kochelsees sind zwar im Juni in der 0 bis 10 m Schicht ebenfalls am größten, in den Monaten Juli, August und September tritt jedoch eine Verlagerung in die Tiefe auf (mit Ausnahme der Probe vom 11. August 1938 vom Kochelsee, bei der die 0 bis 10 m Schicht die Hauptmenge enthielt). Zu der Planktonverteilung in den drei genannten Seen wird von Bohmann, Froese u. a. (1938), S. 584, gesagt: „Betrachten wir zunächst die Tabelle für den Würmsee, so sehen wir, daß zu Beginn der Wassererwärmung im Frühjahr (18. Mai

Vertikale Verteilung des Planktons im Königssee

Tabelle 3 in ccm unter 1 m² Oberfläche.

Meter	3. VII. 47	17. VIII. 47	27. IX. 47	31. V. 48	15. VI. 48	29. VIII. 48	9. IX. 48	3. bis 5. XI. 49*
0—10	20	30.8	22	18	24	33.2	21.6	16
10—20	5.2	28	16	2	0.8	8	10.8	10
20—30		5.2		2.8	0.7	4.8	6	3.2
30—40	6.8		14	3.2	8.5	3.2	4	8
0—40	32	64	52	26	34	49.2	42.4	37.2

* Durchschnittswert aus mehreren Fängen.

Druckfehlerberichtigung:

Bei Abb.3 auf Seite 113 sind, von links nach rechts, fo einzufügen:

3.VII.47, 17.VIII.47, 27.IX.47.

Auf Seite 114, drittletzte Zeile von unten soll es stat Planktonmenge" heissen: "kleine Phytoplanktonmenge".

bis 26. Juni) die Hauptmasse des Planktons sich in den obersten 10 m befindet, daß dann später dieses Maximum schwächer wird, während sich ein zweites stärkeres in der Tiefe von 30 bis 40 m herausbildet (17. Juli bis 1. September). Im Herbst findet die Umkehrung des Vorganges statt (9. Oktober, 30. Oktober). Das Tiefenmaximum verschwindet, und die Hauptmasse des Planktons hält sich wieder nahe der Oberfläche auf. In den beiden anderen oligotrophen Seen liegen die Verhältnisse ganz ähnlich. Die sommerliche Wanderung des Planktons nach der Tiefe ist auch hier, wenn auch nicht ganz so klar, zu verfolgen." Darnach könnte man also annehmen, daß das Plankton die höheren Wassertemperaturen der oberen Schichten, die während der Sommermonate in diesen Seen auftreten, flieht. Im Königssee ist bereits unter 5 m die Temperatur auch in den Sommermonaten derart niedrig, daß sie in den meisten Fällen unter der Juni-Durchschnittstemperatur der 0 bis 10 m Schicht des Würm-, Chiem- und Kochelsees liegt. Bei

keiner Messung betrug die Durchschnittstemperatur der 0 bis 10 m Schicht des Königssees über 15,3°C. Die Sommerdurchschnittstemperatur des Königssees in 10 m Tiefe entspricht somit Temperaturen, die in den drei anderen Seen zur gleichen Jahreszeit in 20 bis 40 m erreicht werden. Fliehen also wirklich die Planktonten hohe Wassertemperaturen, dann ist ihr gehäuftes Vorkommen in der 0 bis 10 m Schicht im Königssee auch während der heißesten Jahreszeit nicht verwunderlich.

Eigenartig ist bloß, daß die Lichtflucht bei der Vertikalverteilung im Falle Königssee anscheinend eine geringere Rolle spielt, als dies andernorts beobachtet wurde. Sollte hier der Faktor Temperatur doch eine größere Rolle spielen als die Lichtflucht? Die Sichttiefe im Königssee ist nämlich auch während der Sommermonate sehr groß, sie beträgt 8 bis 12 m. Die Hauptmasse des Planktons hält sich also im stark durchleuchteten Teil der Wassermasse des Königssees auf.

Auch Ruttner (1938, S. 293) weist bereits darauf hin, wenn er sagt: „Besonders schwierig ist es, die Temperatur- und Lichtwirkung voneinander zu trennen, da diese beiden Faktoren vor allem im Leben der Pflanzen — beim Prozeß der Photosynthese — eng miteinander verknüpft sind. Aber auch bei den Tieren ist es oft schwierig zu sagen, ob das Licht oder die Temperatur das Verteilungsbild maßgebend beeinflußt."

Schwieriger ist die im Königssee auftretende zweite Planktonanhäufung in der Wasserschicht zwischen 30 und 40 m zu erklären. Sie ist möglicherweise durch eine Massenentwicklung der Nauplien in dieser Zone bedingt. Zur endgültigen Klärung dieser Frage sind jedoch noch weitere Untersuchungen notwendig.

Die Hauptmasse des Chlorophyll - führenden Phytoplanktons befindet sich im Königssee nach den Untersuchungen von Geßner (1950) Ende Mai 1947 zwischen 10 und 15 m. Er sagt: „Mit fortschreitender Jahreszeit sinkt dieses Maximum weiter in die Tiefe und nimmt so stark ab, daß schon im August in vertikaler Hinsicht kaum mehr große Unterschiede in der Planktondichte bestehen". Phyto- und Zooplanktonmaximum befinden sich nach diesen Untersuchungen also nicht in der gleichen Tiefe, wie man an und für sich annehmen sollte, weil ja das Zooplankton vom Phytoplankton lebt. Es ist vielmehr so, daß in der Tiefenschicht, in der das Zooplanktonmaximum festgestellt wurde, eine Abnahme des Phytoplanktons zutage tritt (vergleiche Abb. 3).

Offenbar ist die starke Zehrung durch das Zooplankton von ausschlaggebender Bedeutung für diese Phytoplanktonabnahme in der Zone des Zooplanktonmaximums ist. Gleiche Beobachtungen machte u. a. Ruttner (1938) bei seinen Untersuchungen an Seen der Ostalpen. Auch er stellte fest, daß häufig niedrigen Werten des Phytoplanktons hohe des Zooplanktons gegenüberstehen. Er geht auf die Tatsache, daß einem großen Zooplanktonvolumen eine verschwindend kleine Planktonmenge gegenübersteht, näher ein und erklärt sie folgendermaßen: „Diese Frage dürfte dahin zu beantworten sein, daß die Abhängigkeit des Zooplanktons vom Phyto-

plankton wenigstens zum Teil keine gleichzeitige ist, sondern den Charakter einer Sukzession trägt. Die Vermehrung der Pflanzen muß, wie ja auch schon mehrfach beobachtet wurde, z. B. durch Dieffenbach (1912), jener der Tiere vorangehen, und die Höhepunkte der Entwicklung dieser beiden Organismengruppen müssen daher keinesfalls zusammenfallen. Ja es scheint von vornherein wahrscheinlich zu sein, daß das Zooplankton dann erst den kräftigsten Vermehrungsimpuls erfährt, wenn die als Nahrung dienenden Formen des Nannoplanktons sich in maximaler Entwicklung befinden. Nach dem Überschreiten dieses Höhepunktes kann der Abfall des Phytoplanktons — teils infolge Zehrung durch die Tiere, teils aus anderen Gründen — sehr rasch erfolgen und es resultiert schließlich eine Planktongesellschaft, in der die Tiere, die auf Konto des vorangegangenen Phytoplanktonmaximums herangewachsen sind, den weitaus überwiegenden Teil des Gesamtvolumens bilden." Zusammenfassend sagt er schließlich (S. 309): „Damit wird jedoch das Zooplankton, bzw. dessen Nahrungsbedarf, zu einem nicht zu vernachlässigenden Faktor für die vertikale Verteilung des Phytoplanktons".

Die Untersuchungen Ruttners haben demnach zu denselben Folgerungen geführt, zu denen auch ich auf Grund meiner im Königssee durchgeführten Arbeiten gekommen bin.

Im Königssee ist bei der Planktonverteilung noch folgende Tatsache zu berücksichtigen: Infolge der großen Durchsichtigkeit des Wassers kann sich das Phytoplankton in diesem See auch in größeren Tiefen entwickeln als bei anderen Seen des Alpenvorlandes, deren Sichttiefe viel geringer ist. Es kann also unterhalb der Sprungschicht, in den kälteren Wasserschichten, seine Maximalentwicklung erreichen, während für das Crustaceenplankton, das ja die Hauptmasse des Zooplanktons ausmacht, die oberen, wärmeren Wasserschichten günstigere Lebensbedingungen bieten. Vor allem *Daphnia longispina* O. F. Müller und *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Müller bevorzugen höhere Temperaturen. Berücksichtigt man alle diese Faktoren — Wassertemperaturen, Durchsichtigkeit und Fraß — dann werden die Bilder, die stets ein Abwechseln zwischen Zooplankton- und Phytoplanktonmaximum zeigen, doch recht verständlich.

Betrachten wir nun auch noch kurz die Phytoplanktonmengen vom Standpunkt der Produktionskraft des Königssees, dann läßt sich feststellen, daß auch auf Grund der Chlorophylluntersuchungen von Geßner (1950) der Königssee nicht als nahrungsarm anzusprechen ist, wie dies oft, besonders wegen der hohen Durchsichtigkeit seines Wassers, angenommen wurde. Geßner erklärt die relativ hohe Phytoplanktonproduktion des Königssees, der durch menschliche Abwässer kaum gedüngt wird, insbesondere dadurch, daß die Hauptmasse des Phytoplanktons, begünstigt durch die hohe Wasserdurchsichtigkeit, sich unterhalb der Sprungschicht befindet. Dadurch aber steht dem Phytoplankton — infolge der Vertikalströmung — eine viel dickere Wasserschicht (mindestens 30 m) zur Ausschöpfung der Nährstoffe zur Verfügung als in den anderen Seen, in denen es auf den relativ engen Raum des Epilimnions zusammengedrängt ist, ja zusammengedrängt sein muß, weil das Licht

in ihnen nur 3 bis 6 m eindringt. Die Sprungschicht aber schließt das Epilimnion gewissermaßen von der großen Wassermasse des Meta- und Hypolimnions ab, denn die Vertikalströmungen durchdringen die Wasserschicht der Sprungschicht kaum.

Aus allen diesen Feststellungen geht hervor, daß die für die Fische wichtige 0 bis 40 m Zone des Königssees durchaus nicht als planktonarm anzusprechen ist, sondern ungefähr die gleiche Planktonmenge enthält wie die der anderen Voralpenseen.

Würde man allerdings die Gesamtplanktonmenge des Königssees auf sein Volumen umrechnen, dann fände man wahrscheinlich, daß er planktonarm ist. Unter 60 m, zu gewissen Zeiten wohl schon unter 40 m, nimmt ja die Planktonmenge des Königssees derart ab, daß sie fast verschwindend klein wird. Die Hauptmasse des Planktons unter 60 m (bzw. 40 m) besteht nur mehr aus leeren Schalen abgestorbener Plankton-Crustaceen, wie ich durch Schließnetzfänge feststellen konnte (Taf. 20, Fig. 20). Aber eine Produktionsberechnung durch Gegenüberstellung von Gesamtplanktonmenge zu Wasservolumen gibt bei tiefen Seen ein vollkommen irreführendes Bild. Der tiefere Teil des Hypolimnions scheidet nämlich bei ihnen vollkommen für die Produktion aus, da sowohl die Hauptmasse des Planktons wie auch der Fische sich — zumindest zur Nahrungsaufnahme — nur in den oberen 40 m aufhält und daher bloß diese Schicht maßgebend für die Produktionskraft solcher Seen ist. Man wird sich also mehr als bisher daran gewöhnen müssen (wie dies Wagler seit Jahren fordert), in tiefen Seen die Produktivität nach dem Nährtiergehalt der oberen 40 m Zone zu bemessen. Dabei zeigt sich dann fast immer, daß unsere Seen genug Nahrung für die in ihnen lebenden Fische enthalten und daß diese Nahrung auch gut greifbar für sie ist. Nur in besonderen und seltenen Ausnahmefällen kann Nahrungsmangel eines Sees für schlechtes Wachstum der in ihm vorkommenden Fische verantwortlich gemacht werden.

Fische.

Temperatur sowie Menge, Greifbarkeit und Zusammensetzung der Nahrung sind die Hauptfaktoren, die das Wachstum der Fische beeinflussen. Die Temperatur ist weitgehend für das Längenwachstum, die Nahrungsmenge für das Dickenwachstum bestimmend. Der sogenannte Raumfaktor, d. h. die Größe des Lebensraumes, der dem Fisch zur Verfügung steht, spielt ebenfalls eine wichtige Rolle, kann aber natürlich bei einem größeren See vernachlässigt werden. Ein Faktor muß allerdings noch Berücksichtigung finden, nämlich die Fischkrankheiten. Fast alle Königsseefische sind krank, wovon jedoch erst später die Rede sein soll.

Die Zahl der im Königssee vorkommenden Fisch-Arten ist gering. Der wichtigste Fisch für die Fischerei ist der Seesaibling (*Salmo salvelinus* L.), ferner kommen Barsch (*Perca fluviatilis* L.), Hecht (*Esox lucius* L.), Elritze oder Pfrille [*Phoxinus phoxinus* (L.)] und Rutte oder Trüsche [*Lota lota* (L.)], vor.

Außerdem wurde immer wieder von Zeit zu Zeit die Seeforelle [*Salmo lacustris* (L.)] eingesetzt, die zwar ausgezeichnet wuchs, aber wegen schlechter Laichmöglichkeit immer wieder nach mehreren Jahren verschwand, wenn sie nicht nachgesetzt wurde.

Für die Fischerei von Bedeutung sind nur Seesaibling, Hecht und unter Umständen, d. h. eben zeitweise, die Seeforelle. Die Fangergebnisse von Seesaibling und Hecht verhielten sich gewichtsmäßig in den letzten Jahren wie 1:6 bis 1:8, Seeforellen wurden seit dem Jahre 1938 nicht mehr gefangen. — Betrachten wir zunächst den Seesaibling in seinen beiden Erscheinungsformen.

Der Saibling (*Salmo salvelinus* L.) tritt, wie eingangs kurz erwähnt, im Königssee in zwei verschiedenen Erscheinungsformen auf und zwar als großwüchsiger sogenannter „Wildfangsaibling" und als verhältnismäßig klein bleibender „Schwarzreuter". Die Schwarzreuter ernähren sich fast ausschließlich von Plankton und erreichen eine Länge von nur 20 bis 23 cm und ein Gewicht von 70 bis 100 g. Sie besitzen längs der Körperseiten die für junge Salmoniden charakteristischen Jugendflecken. Die Wildfangsaiblinge dagegen sind ausgesprochene Raubfische, die ein Gewicht von mehreren Pfund erreichen; die kleineren Exemplare, welche im Königssee gefangen werden, sind selten unter 200 g schwer. Der größte seit Beginn meiner Untersuchungen (1932) gefangene Wildfangsaibling hatte eine Länge von 67 cm und ein Gewicht von 3,5 kg. Wildfangsaiblinge in der Größe der erwachsenen Schwarzreuter und kleinere konnte ich im Königssee bisher nicht feststellen, und auch die Fischer, die schon seit Jahrzehnten die Saiblingsfischerei im Königssee betreiben, können keine einwandfreien Angaben über junge Wildfangsaiblinge machen. Manchmal glauben sie zwar, den oder jenen Fisch um 20 cm Länge als jungen Wildfangsaibling ansprechen zu können. Sie können jedoch niemals stichhaltige Gründe dafür anführen warum sie gerade diese Exemplare als junge Wildfangsaiblinge ansehen. Vielmehr bezeichnen sie rein gefühlsmäßig den oder jenen Fisch von „Schwarzreuter-Größe" als jungen Wildfangsaibling, ebenso wie sie oft gerade Exemplare, die besonders schlank und dunkel gefärbt sind, als „sehr alte" Schwarzreuter ansprechen. Diese „sehr alten" Fische stellen sich dann bei der Altersbestimmung stets als 3, höchstens 4jährig heraus. Es fehlen also die alten Schwarzreuter und die jungen Wildfangsaiblinge unter den Saiblingsfängen des Königssees. Dies erscheint immerhin merkwürdig. Bei den Messungen der Körperproportionen und den anatomischen Untersuchungen stellte sich außerdem heraus, daß zwischen Schwarzreuter und Wildfangsaibling keine anderen Unterschiede bestehen, als zwischen jungen und alten Tieren der gleichen Art. Ich kam daher auf Grund meiner im Jahre 1939 vorläufig abgeschlossenen Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß es sich offenbar bei den Schwarzreutern des Königssees um die jüngeren, bei den Wildfangsaiblingen um die älteren Tiere derselben Art handelt und daß die Wildfangsaiblinge möglicherweise die vorwüchsigen Tiere darstellen (Schindler 1940). Beachtenswert erscheint in diesem Zusammenhang die

Tatsache, daß die Wildfangsaiblinge früher im Jahr laichen als die Schwarzreuter. Die Hauptlaichzeit der Wildfangsaiblinge fällt nämlich im Königssee in die Monate August und September, während die Schwarzreuter von August bis November laichen; die Hauptlaichzeit beginnt jedoch erst Mitte September und dauert bis Ende Oktober an. Auch im November werden noch laichreife Schwarzreuter bei Probefängen im Königssee gefangen. Die Laichplätze sind, wie auf Grund der Stellnetzfänge zu schließen ist, bei beiden Formen die gleichen. (Die Hauptmasse der Laichfische wird in Stellnetzen in einer Tiefe von 50 bis 70 m gefangen). Im Obersee, der die gleichen Saiblingsformen beherbergt, liegen die Laichzeiten noch deutlicher getrennt, denn dort laichen die Wildfangsaiblinge im Juli und August, die Schwarzreuter aber erst im November und Dezember. Da die Laichplätze die gleichen sind, kann die unterschiedliche Laichzeit der beiden Formen nicht durch die Wassertemperatur bedingt sein. Auch eine Beobachtung des Königsseefischers Stöckl spricht dagegen. Er teilte mir mit, daß in früheren Jahren (vor 1930), in denen Brut von Königssee-Saiblingen, die, wie bereits erwähnt, im Königssee um etwa einen Monat früher als die im Obersee laichen, in den Obersee eingesetzt worden war, und daß damals zur Laichzeit der Wildfangsaiblinge laichreife Schwarzreuter im Obersee gefangen wurden, die offenbar aus diesen eingesetzten Beständen stammten. Mit dem Aufhören des Einsatzes von Königssee-Saiblingsbrut hat bald auch der Fang dieser für den Obersee frühlaichenden Schwarzreuter aufgehört. Es scheint darnach, daß die Laichzeit bei den Saiblingen schon soweit erblich fixiert ist, daß sie zumindest einige Jahre beständig bleibt, auch wenn der Fisch unter andere Lebensbedingungen kommt. Andererseits ist anzunehmen, daß Nachkommen dieser verpflanzten Königsseesaiblinge auch jetzt noch im Obersee vorhanden sind. Diese haben sich, wenn die Beobachtungen des Fischers zutreffen, nun inzwischen „auf die Laichzeit im Obersee umgestellt".*)

Die Verschiedenheit der Laichzeiten großer und kleiner Saiblinge konnte ich übrigens auch am Würmsee feststellen. Hier laichen zum Beispiel in der Bucht von Starnberg — und wohl auch in anderen Teilen des Sees, was ich aber noch nicht sicher sagen kann — die großen Saiblinge im Dezember, während die kleinen Saiblinge von 20 bis 30 cm Länge und durchschnittlich 100 bis 200 g Gewicht frühestens Mitte Januar zum Laichgeschäft schreiten. Anscheinend sind im Würmsee aber auch die Laichplätze der großen und kleinen Saiblinge nicht die gleichen. Zumindest wurden bei wiederholten Versuchsfängen in der Nähe von Tutzing in Tiefen unter 40 m mit Stellnetzen von 25, 34 und 36 mm Maschenweite während der Monate Januar, Februar und März stets nur kleinere Saiblinge (bis 30 cm Länge), diese aber in großen Mengen, erbeutet.

*) Ausnahmen auch hinsichtlich der Zeit der Geschlechtsreife kommen bei einzelnen Exemplaren jedoch immer wieder vor. Am Neujahrstag 1948 fingen z. B. die Königsseefischer ein laichreifes Wildfangsaiblingsmännchen, während doch normalerweise sogar die Schwarzreuter um diese Zeit schon abgelaicht haben.

Der Seesaibling ist im allgemeinen sicherlich eine sehr modifikationsfähige Fischart, wie zahlreiche Versuche, auch der letzten Jahre, bewiesen haben. Ich verweise hier auf die Untersuchungen von Steinmann (1942) über Versetzungs- und Aufzuchtversuche von Seesaiblingen in der Schweiz. Bei diesen ergab sich zum Beispiel, daß bei Einsatz von Seesaiblingsbrut, die aus Eiern vom Zugersee stammte, in den Luganersee nach einigen Jahren in diesem, in dem vorher überhaupt keine Saiblinge vorhanden waren, Großsaiblinge von mehreren Kilogramm Gewicht auftraten. Im Zugersee dagegen waren nie solche große Saiblinge gefangen worden, vielmehr treten dort nur die „Normalsaiblinge" auf, die eine Länge von 18 bis 25 cm und ein Gewicht von 80 bis 100 g besitzen. Die auf den Laichplätzen in großer Zahl erbeuteten „Normalsaiblinge" des Luganersees waren im Durchschnitt 28 cm lang bei einem Gewicht von 180 g. Aus den kleinen „Normalsaiblingen" des Zugersees waren also im Luganersee im Durchschnitt bedeutend größere Saiblinge und außerdem eine kleinere Zahl von Großsaiblingen, also von sogenannten Wildfangsaiblingen, entstanden. Dieses Großexperiment zwingt unbedingt zu dem Schluß, daß die großen Saiblinge nur eine Modifikation der kleinen und daß die Wildfangsaiblinge entweder Vorwüchser oder ältere Tiere oder auch beides sind.*)

Die eben erörterte, von Steinmann und mir vertretene Meinung wird durch Schweizer Zuchtexperimente aus den Jahren 1939/40 und 1944 gestützt. Dort wurden in Brutteichen Seesaiblinge unter gleichen Lebensbedingungen herangezogen. Sie wuchsen schon nach 3 Monaten in ganz auffälliger Weise auseinander. Eines dieser Tiere wurde in 18 Monaten 39 cm lang und 420 g schwer. 12 Stück aus der Fischzuchtanstalt Arth am See (Schweiz) am 15. August von Steinmann untersuchte Exemplare schwankten im Extrem zwischen 3,1 und 9,8 cm Länge und einem Gewicht von 7,35 und 20 g. Diese Untersuchungsergebnisse decken sich prinzipiell mit meinen aus den Jahren 1936/37. Auch ich konnte damals ein starkes Auseinanderwachsen feststellen: Ein Tier zeigte typischen Wildfangsaiblings-Charakter. Meine Versuchstiere stammten damals allerdings aus sogenannten „Kreuzungen" zwischen Wildfangsaiblingen und Schwarzreutern des Königssees, weshalb die Ergebnisse nicht so eindeutig waren wie die Schweizer Versuche. Bisher deutet jedoch alles darauf hin, daß die Wildfangsaiblinge die Vorwüchser sind und daß wir es nicht mit verschiedenen Rassen oder gar Arten zu tun haben, sondern mit verschieden schnell wachsenden und zum Teil verschieden alten Fischen der gleichen Art. Wodurch diese Verschiedenheit im Wachstum zu erklären ist, läßt sich heute noch nicht einwandfrei sagen. Steinmann weist erstens auf den Antagonismus zwischen Wachstumshormonen und Sexualhormonen hin, also auf Frühreife verbunden mit Zwergwuchs und Spätreife verbunden mit

*) Diese Ansicht habe ich bereits im Jahre 1940 in meiner Arbeit über die Saiblinge des Königssees ausgesprochen, konnte sie aber noch nicht durch eine genügende Anzahl von Versuchen belegen.

Riesenwuchs und zweitens auch darauf, daß Salmoniden meist Nahrungsspezialisten sind. Er folgert aus letzterer Tatsache, daß möglicherweise die Wildfangsaiblinge Individuen sind, die sich frühzeitig auf Fischnahrung umgestellt haben und infolgedessen sehr rasch gewachsen sind. Ich möchte dazu vor Abschluß der auf meine Veranlassung hin begonnenen Aufzuchtversuche noch nicht Stellung nehmen.

Die meisten Saiblinge des Königssees sind, ebenso wie die anderen Fische des Königssees, krank. Sie sind mit dem Bandwurm *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) infiziert, dessen Cysten in der Leber der Saiblinge, Barsche etc. oft in großer Menge zu finden sind. Ab und zu kommen sie auch in der Muskulatur vor. Den Endwirt des Bandwurms stellt der Hecht dar; in seinem Magen und Darm finden sich fast regelmäßig große Massen des geschlechtsreifen Wurmes. Das erste Larvenstadium hält sich im *Cyclops* auf. Da dieser ja zur Nahrung des Saiblings, Barsches usw. gehört, kommt dieses Stadium im Kreislauf wieder in den Fisch, der vom Hecht gefressen wird. Über den starken Befall der Königsseesaiblinge mit den Cysten des Bandwurmes habe ich bereits berichtet, möchte aber an dieser Stelle noch einige neuere Beobachtungen hinzufügen.

Bekanntlich wird vielfach angenommen, daß infolge dieser Bandwurminfektion die Saiblinge des Königssees zu einer Zwergrasse degeneriert sind (Hofer, 1904, Plehn, 1924). Verwunderlich erscheint nur, sofern diese Annahme stimmt, daß man hinsichtlich Größe und Ernährungszustand bei gleich alten Tieren keine Unterschiede zwischen infizierten und nicht infizierten Königssee-Saiblingen feststellen kann. Das daraufhin in der Zeit von 1932 bis 1949 von mir untersuchte Material umfaßte mehrere hundert Exemplare. Einen neuerlichen deutlichen Hinweis in dieser Richtung gaben Beobachtungen des Jahres 1947. Am 18. April 1947 fand ich einen 20,5 cm langen Saibling im Königssee fast tot an der Wasseroberfläche treibend; dessen Untersuchung ergab, daß die Leber fast vollkommen durch *Triaenophorus*-Cysten verdrängt war. An diesem Tage konnte ich nur dieses eine Tier bekommen. Die Fischer fangen jedoch in jedem Frühjahr eine große Zahl derart verhungerter Saiblinge, die an der Wasseroberfläche treiben, und zwar sind die ersten gleichzeitig mit den ersten Saiblingsschwärmen zu beobachten, die nach dem Aufenthalt in den tieferen Wasserschichten während des Winters zur Nahrungssuche in die oberen Wasserschichten aufsteigen. Auch am erwähnten 18. April 1947 zeigten sich die ersten Saiblingsschwärme nahe der Wasseroberfläche, wo sie ab und zu nach Luftnahrung sprangen. Die Annahme, der Grund für das Auftreten dieser sterbenden Hungerformen sei die starke *Triaenophorus*-Infektion, war naheliegend. Sie wurde jedoch durch Untersuchungen von drei Hungerformen am 12. Mai 1947 hinfällig, von denen zwei vollkommen gesunde Lebern hatten, während die dritte nur eine Cyste in der Leber aufwies. Unter den 19 an diesem Tag untersuchten Saiblingen befanden sich nur

drei Tiere ohne *Triaenophorus*-Cysten in der Leber, zwei davon waren die erwähnten ausgesprochenen Hungerformen mit einem Gewicht von 45 g bzw. 47 g bei einer Länge von 20,4 bzw. 21,4 cm. Die anderen an diesem Tage untersuchten Saiblinge waren bei gleicher Länge um 20 bis 30 g schwerer. Das immerhin noch sehr geringe Gewicht erklärt sich daraus, daß in dieser Jahreszeit die Menge des Planktons noch sehr gering ist und die Saiblinge nach der Winterruhe erst vor relativ kurzer Zeit mit der Nahrungsaufnahme begonnen haben. Später, also in den Sommer- und Herbstmonaten, ist das relative Körpergewicht bedeutend größer, jedoch nie so groß wie zum Beispiel bei den gleich langen Saiblingen des Würmsees. Man hat bei den Schwarzreutern des Königssees stets den Eindruck, daß sie magerer sind als die Saiblinge anderer Voralpenseen, wenn sie auch durchaus nicht als Hungerformen anzusprechen sind. Das Durchschnittsgewicht der 18,5 bis 22 cm langen Königssee-Schwarzreuter — die meisten sind 20 bis 21 cm lang — schwankt zwischen 63 und 82 g, meist beträgt es 70 bis 75 g. Die im Würmsee am 1. Februar 1948 gefangenen Seesaiblinge hatten bei Längen von 21,7 bis 25,3 cm — die meisten waren 20 bis 24 cm lang — ein Durchschnittsgewicht von 116 g. Vergleichsmaterial von anderen Seen konnte ich bisher nicht erhalten. Es ist auch deshalb schwer zu bekommen, weil die in anderen Seen gefangenen Saiblinge, infolge der dort verwendeten weitmaschigen Netze, meist größer sind. So hatten z.B. Seesaiblinge vom Walchensee, die ich im Herbst 1946 untersuchte, meist eine Länge von 25 bis 35 cm, wären also schon kleineren Wildfangsaiblingen des Königssees gleichzusetzen,

Wie mag wohl das immer wieder erörterte „Kleinbleiben" der Schwarzreuter des Königssees zu erklären sein? An und für sich erscheint die Annahme, die Bandwurminfektion sei daran Schuld, sehr bestechend. Die Tatsache, daß infizierte und nichtinfizierte Tiere keinerlei Unterschiede im Habitus zeigen, spricht scheinbar dagegen. Da jedoch die Krankheit bereits seit vielen Generationen auftritt, ist die Annahme einer Degeneration der gesamten Population wohl nicht ganz von der Hand zu weisen.

Jedenfalls kann ich mich des Eindruckes nicht erwehren, daß die *Triaenophorus*-Infektion äußerst ungünstig auf die Saiblinge wirkt; denn es ist kaum denkbar, daß die Zerstörung eines erheblichen Teiles der Leber keinen Einfluß auf die Auswertung der Nahrung und damit auf das Wachstum haben sollte. Traf ich doch auf Fische, deren Leber durch Bandwurmcysten mehr als zur Hälfte zerstört war.

Bei Annahme einer Degeneration der gesamten Population müßte allerdings die Nachkommenschaft, selbst wenn sie unter anderen Umweltbedingungen aufwächst, schlechte Erbanlagen zeigen. Aus diesem Grunde habe ich seit März 1948 Aufzuchtversuche in Fischzuchtanstalten durchführen lassen, die jedoch noch nicht abgeschlossen sind. Ein Teil der in Fischzuchtanstalten aufgezogenen Saiblingssetzlinge wurde bereits im Spätherbst 1948 in Saibling-freie Gewässer ausgesetzt, um festzustellen, ob sie hier, unter anderen Umweltbedingungen, auch ein anderes Wachstum als

im Königssee zeigen. Andere werden in Forellenteichen mit Naturnahrung aufgezogen. Ein Ergebnis dieser Versuche ist jedoch kaum vor dem Jahre 1951 zu erwarten.

Eine Überführung von 300 Stück Schwarzreutern (Länge der Tiere 18 bis 21 cm) aus dem Königssee Ende Mai 1947 in drei Forellenzuchtanstalten im weiteren Umkreis von München ergab, daß die wenigen am Leben gebliebenen Fische auch nach zwei Sommern, in denen sie gut gefüttert wurden, keinen merklichen Zuwachs zeigten, d. h. nicht über 25 cm lang wurden und auch nicht den Habitus von Wildfangsaiblingen annahmen. Dieser Versuch würde also gegen die Annahme sprechen, daß es sich bei den Schwarzreutern um junge Wildfangsaiblinge handelt.*) Aber dieser eine Versuch berechtigt noch zu keinem abschließenden Urteil. Er müßte zumindest noch einmal unter günstigeren äußeren Bedingungen wiederholt werden, was hoffentlich in der nächsten Zeit möglich sein wird.

Die einzige Möglichkeit einer wirksamen Bekämpfung der *Triaenophorus*-Infektion wäre wohl die Unterbrechung des Entwicklungszyklus des Bandwurmes durch Ausschaltung des Endwirtes; in diesem Falle also durch Entfernung des Hechtes aus dem Königssee. Ob sich dies praktisch in vollem Umfang durchführen läßt, ist fraglich und hängt sehr weitgehend vom vollen Einsatz der Fischer ab. Auf jeden Fall ist eine derartige Maßnahme nicht innerhalb kurzer Zeit durchführbar, sondern bedarf jahrelanger intensiver Arbeit in dieser Richtung.

Einen ungünstigen Einfluß auf das Wachstum der Saiblinge hat möglicherweise die niedrige Durchschnittswassertemperatur des Königssees selbst während der warmen Jahreszeit und damit der Hauptwachstumsperiode. Sie liegt ja, wie bereits früher ausgeführt, relativ weit unter der Temperatur anderer Voralpenseen. Allerdings ist bisher nicht einwandfrei nachgewiesen, welches die optimale Wassertemperatur für den Seesaibling ist. Man kann jedoch wohl auf Grund der bisherigen Beobachtungen annehmen, daß sie bei 7 bis 8° C, vielleicht sogar etwas höher, liegt. Im Königssee aber beträgt die Wassertemperatur, selbst während der warmen Jahreszeit, in 15 m Tiefe nur knapp über 6° C, in 20 m Tiefe knapp über 5° C. Die Erfahrungen bei der Zugnetzfischerei lassen es jedoch als ziemlich sicher erscheinen, daß die Saiblinge die meiste Zeit ihres Lebens unter 10 m, wahrscheinlich sogar unter 15 m Tiefe verbringen. Denn selbst in den Monaten Mai mit August, in denen sie während der Abendstunden nahe der Wasseroberfläche zu beobachten sind und in den frühen Morgenstunden, bevor die Sonne auf den See scheint, mit dem Zugnetz gefangen werden, gehen sie tagsüber in größere Tiefen — zumindest unter 10 m Tiefe — wie die Fischer stets feststellen, da tagsüber Zugnetzfänge ergebnislos bleiben. Schon im September anderer-

*) Schwarzreuter und Wildfangsaiblinge des Königssees zeigen ungefähr in gleichem Maße Befall durch *Triaenophorus nodulosus* (Pall.), wie ich 1940 bereits ausführte (Schindler 1940).

seits verlaufen Zugnetzzüge, auch in den frühen Morgenstunden, meist erfolglos. Die Saiblinge stehen dann in größerer Tiefe, sammeln sich zum Teil auch bereits an den Laichplätzen, die größtenteils unter 35 m liegen. In diesen Tiefen bleiben sie mit kurzen Unterbrechungen bis ungefähr Mitte April, oft noch länger, also bis sie die Suche nach Planktonnahrung wieder in höhere Wasserschichten führt. Selbstverständlich steigen sie auch zwischendurch, so zum Beispiel im Herbst nach der Laichzeit, zur Nahrungssuche in höhere Wasserschichten auf. In dieser Zeit sind jedoch auch die oberen Wasserschichten durch die herbstliche Vollzirkulation derart abgekühlt, daß man kaum von einem Aufsteigen in wärmere Wasserschichten sprechen kann.

In diesem Zusammenhang mögen noch ein paar Worte über die Nahrung der Schwarzreuter auf Grund der Mageninhaltsuntersuchungen gesagt sein. Ich konnte bisher feststellen, daß die Hauptmenge des Mageninhaltes in der Zeit von Mitte Mai bis Ende September aus Cladoceren — *Daphnia longispina* O. F. Müller, *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Müller, und *Bosmina coregoni* Baird — besteht. Eine Bevorzugung einer dieser drei Arten konnte nicht bemerkt werden; je nach der Menge, in der die eine oder die andere Art im Plankton vorkommt, findet man einmal die, das andere Mal jene maximal im Magenbrei. Ab und zu sind unter der Nahrung auch verschiedene kleine Fliegen, Mücken und Mückenlarven festzustellen. Besonders bemerkenswert erscheint, daß selbst im Frühjahr, zu einer Zeit, in der noch die Copepoden mit weitem Abstand zahlreicher im Plankton vorhanden sind als die Cladoceren, sich im Magen nur Cladoceren finden (vergleiche Taf. 20, Fig. 21.)

Das gleiche, also die Bevorzugung der Cladoceren als Nahrung wurde auch bereits bei den Renken festgestellt. Wagler und seine Mitarbeiter geben als Erklärung folgende Möglichkeiten an (Wagler 1941):

1. Die Auswahl findet nach dem Geschmack statt. Die Wasserflöhe schmecken vielleicht den Renken besser als die Copepoden. Das ist zwar schon angenommen worden, aber noch keineswegs bewiesen und ist auch nicht sehr wahrscheinlich, weil die Auslese auch innerhalb der Art stattfindet. Es ist nicht anzunehmen, daß jüngere Daphnien anders schmecken als ältere.

2. Die Auswahl kann ohne Absicht, d. h. nicht nach dem Geschmack, vor sich gehen:

a) weil die Cladoceren sich leichter fangen lassen, denn alle Cladoceren, selbst die großen Leptodoren nicht ausgenommen, sind langsamer als die Copepoden.

b) weil die Cladoceren in bestimmten Schichten dichter angehäuft sind als die Copepoden.

c) weil die Cladoceren im Durchschnitt größer sind als die Copepoden und daher mehr auffallen.

Dazu sagt Wagler noch: „Der Punkt 2a scheint mitzuspielen, b ist nicht sehr wahrscheinlich, weil gerade die am wenigsten dicht stehenden,

viel vereinzelter auftretenden Cladoceren *(Leptodora)* am meisten bevorzugt werden. Die größte Wahrscheinlichkeit besitzt 2c, denn dann wird am besten die Auslese innerhalb der Art zu erklären sein."

Dazu ist nun in unserem speziellen Fall Königssee zu sagen, daß der letzte Punkt ausscheidet, denn die im Königssee vorkommenden Cladoceren sind in der Hauptmasse kleiner als die Copepoden. Die Bosminen, die sich im Mai und teilweise auch im Juni vor allem im Magen der Saiblinge finden, sind viel kleiner als *Cyclops strenuus* Fischer und *Diaptomus bacillifer* Kölbel. Es bleibt also hier nur die Erklärung, daß die Planktonten erstens nach dem Geschmack und zweitens deshalb ausgewählt werden, weil sie sich leichter fangen lassen. Vielleicht ist es, was den zweiten Punkt betrifft, vor allem die Bewegungsart, die die Saiblinge mehr anlockt, denn die Cladoceren sind ständig in langsam hüpfender Bewegung, während die Copepoden von Zeit zu Zeit ruhig stehen und anschließend rasche und relativ weite Sprünge ausführen.

Aber auch die Annahme, daß die Saiblinge des Königssees ihre Nahrung nach dem Geschmack auswählen, ist wohl nicht ganz von der Hand zu weisen. Der Einwand Waglers, diese Annahme besitze wenig Wahrscheinlichkeit, weil die Auslese auch innerhalb der Art stattfinde und weil nicht anzunehmen ist, daß jüngere Daphnien anders schmecken als ältere, erscheint mir nicht stichhaltig. Auf Grund der geschilderten Untersuchungen steht ja wohl einwandfrei fest, daß die Fische die Planktonten einzeln schnappen und daß also die früher oft vertretene Meinung, der Fisch würde wahllos eine gewisse Menge Wasser in den Mund einsaugen und beim Auspressen durch die Kiemenspalten die Planktonten mit dem Kiemenfilter abfiltrieren, irrig ist. Wenn aber jeder Planktont einzeln geschnappt wird, dann erscheint wohl klar, daß der Fisch die größeren Bissen bevorzugt, weil er dadurch viel weniger oft schnappen muß, um seinen Magen zu füllen. Gerade bei dieser Überlegung aber gewinnt die Annahme der Auswahl nach dem Geschmack eine große Wahrscheinlichkeit für die Königsseesaiblinge; bevorzugen sie doch, wie erwähnt, die kleineren Bosminen vor den größeren und häufigeren Copepoden. Würde die Auswahl nach der Größe vorgenommen, dann müßten sie ja Copepoden fressen.

Hier sei erwähnt, daß im Jahre 1948, also nach dem Sommer mit dem starken Cladoceren-Maximum, die Königssee-Saiblinge im Durchschnitt größer waren als in den vorhergehenden Jahren. Das gleiche war im Jahre 1949, wenn auch nicht so deutlich ausgeprägt, der Fall. Sollte doch, zwar nicht die Planktonmenge an sich, aber die Art der Zusammensetzung einen Einfluß auf das Wachstum der kleinen Saiblingsformen haben? Dann wäre ja klar, daß die im Jahre 1947 besonders gut ernährten ein- und zweisömmerigen Schwarzreuter, die im Jahre 1948, bzw. 1949 als dreisömmerige zum Fang kamen, auch besseres Wachstum zeigten. Da die Vermehrung von *Daphnia longispina* O. F. Müller und *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Müller durch höhere Wassertemperaturen begünstigt wird, waren

also die Bedingungen im Jahre 1947 besonders günstig. Ich glaube, diese Beobachtung wäre wert, in den kommenden Jahren auch an anderen Seen verfolgt zu werden.

Fischerei

Zum Schlusse seien noch ein paar Worte über die Fischerei im Königssee angefügt. Weitaus den größten Ertrag liefert die Saiblingsfischerei, bei der wieder nur der Fang der kleinen Form von wirklich wirtschaftlicher Bedeutung für den See ist. Sie wird sowohl mit dem Zugnetz, wie auch mit dem Stellnetz betrieben und zwar jede zu bestimmten Jahreszeiten. Die Zugnetzfischerei vor allem — wie erwähnt — in den Monaten Mai bis August, die Stellnetzfischerei von Mitte August bis Oktober. Die Stellnetze werden vor allem an den Laichplätzen gesetzt; die laichreifen Saiblinge werden gestreift und die befruchteten Eier in der Brutanstalt von St. Bartholomä erbrütet. Die im Februar und März ausschlüpfende Saiblingsbrut wird knapp vor Verlust des Dottersackes in den See gesetzt. Über den Wert dieser Erbrütung kann man geteilter Meinung sein.

Der Hechtfang, der wertmäßig an zweiter Stelle steht, wird fast ausschließlich zur Laichzeit des Hechtes im Frühjahr mit Reusen betrieben. Der Ertrag schwankt in den einzelnen Jahren relativ stark, in der letzten Zeit waren es meist 150 bis 250 Hechte pro Saison mit einem Durchschnittsgewicht von $1^1/_2$ bis 2 Pfund, wobei allerdings das Stückgewicht sehr schwankt. Der Ertrag an Saiblingen ist gleichfalls großen Schwankungen unterworfen, in den letzten Jahren belief er sich auf durchschnittlich 1500 kg, also 30 Zentner im Jahr. Sehr ungünstig hat sich der Einsatz von Seeforellen auf den Saiblingsbestand ausgewirkt. In dem Jahr, in dem der Bestand an großen Forellen am besten war, sank der Fangertrag an Saiblingen am stärksten (vergleiche Schindler 1940). Da nun aber die große Seeforelle ungefähr acht bis zehn Pfund Fisch (vielleicht sogar noch mehr) fressen muß, um ein Pfund zuzunehmen, ist sie im Königssee ein viel zu teuerer Fisch. Von einem größeren Neueinsatz wurde daher seit dem Jahre 1925, in dem der letzte Seeforellensetzlings-Einsatz erfolgte, Abstand genommen.

Das Wachstum der Seeforelle war allerdings sehr gut, sie hatte ja schließlich Gelegenheit sich an den Laichplätzen, an denen die Saiblinge eng zusammenstehen, ziemlich mühelos sattzufressen. Beweis dafür sind wohl die großen Seeforellen, die im Jahre 1935 gefangen wurden. Von diesen war ein Männchen von 96 cm Länge und 10500 g Gewicht, ebenso wie zwei Weibchen von 112 cm (21000 g) und 100 cm (13500 g) nur fünf Jahre, ein Männchen von 108 cm Länge und 20000 g Gewicht sechs Jahre alt.

Im Herbst 1949 wurden das erste Mal probeweise Felchensetzlinge, die von Tegernsee-Felchen*) abstammten, in den Königssee eingesetzt. Ob

*) Im Tegernsee kommen 3 Felchenarten — Coregonus wartmanni Bloch, Coregonus macrophthalmus Nüsslin und Coregonus fera Jurine — vor. Es ließ sich bisher nicht einwandfrei ermitteln von welcher der drei Arten die in den Königssee eingesetzten Setzlinge abstammten.

dieser Einsatz von Erfolg begleitet sein wird, wird die Zukunft lehren. Für die nächsten Jahre aber bleibt sicher der Seesaibling der wichtigste Fisch des Königssees. Er bedarf daher besonderer Pflege.

Zusammenfassung

Der Königssee weist in den Frühjahrs- und Sommermonaten (Anfang Mai bis 15. September) eine außergewöhnlich hochliegende Sprungschicht (meist oberhalb 5 m Tiefe) auf. Die Sichttiefe beträgt zur gleichen Zeit 8—12 m. Er unterscheidet sich dadurch von den anderen größeren süddeutschen Voralpenseen, bei denen die Sprungschicht zur gleichen Jahreszeit stets tiefer liegt und die Sichttiefe geringer ist. Ihre Erklärung findet die hochliegende Sprungschicht des Königssees vor allem in der windgeschützten Lage dieses Sees.

Die Durchschnittstemperatur des Wassers der oberen 0—40 m Zone des Königssees ist in der erwähnten Jahreszeit bedeutend niedriger als bei den anderen größeren Seen des Voralpengebietes.

Diese besonderen Eigenschaften des Königssees sind von großem Einfluß auf das Plankton und — direkt oder indirekt — auf die Fische. Die relativ große Sichttiefe und hochliegende Sprungschicht ergeben für das Phytoplankton, dessen Mengenmaximum unter der Sprungschicht liegt, die Möglichkeit, die gelösten Nährstoffe des Meta- und Hypolimnions, also einer dickeren (höheren) Wasserschicht auszuschöpfen als bei Seen mit geringer Sichttiefe und tiefer liegender Sprungschicht, bei denen das Phytoplanktonmaximum sich oberhalb der Sprungschicht befindet.

Das reiche Phytoplankton seinerseits bietet die Ernährungsgrundlage für das Zooplankton, das zwar in geringer Artenzahl, aber in großer Menge vorhanden ist. Es ergibt sich also, daß der Königssee in der oberen 0—40 m Zone nicht planktonarm ist, wie oft angenommen wurde, sondern ungefähr die gleiche Menge an Plankton wie die anderen süddeutschen Voralpenseen enthält. Die zooplanktonreichste Schicht ist die der oberen 10 Meter. Offenbar ist die Anhäufung des Planktons in dieser Schicht durch das rasche Absinken der Wassertemperatur gegen die Tiefe zu bedingt. Die Lichtflucht der Planktonten scheint demgegenüber eine geringe Rolle zu spielen. Besonders die starke Vermehrung von *Daphnia longispina* O. F. Müller und *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Müller ist an höhere Wassertemperaturen gebunden. Sie kann bei Erreichung der Optimaltemperatur (über 10° C) innerhalb kurzer Zeit zu einer Massenproduktion dieser beiden Arten führen.

Das Mengenmaximum an Zooplankton und Phytoplankton fand sich an den Untersuchungstagen nie in der gleichen Tiefenschicht. Vielmehr lag es für das Phytoplankton stets tiefer als für das Zooplankton. Es ist anzunehmen, daß eine merkliche Phytoplanktonverminderung infolge des Fraßes durch Zooplankton in der Zone auftritt, in der das Zooplankton ein Mengenmaximum erreicht.

Die niedrige Wassertemperatur dürfte das Wachstum der Königsseefische ungünstig beeinflussen. Außer dieser direkten Beeinflussung ist auch

noch, besonders für die Seesaiblinge, eine indirekte über das Plankton als Nahrungsquelle festzustellen. Die Seesaiblinge bevorzugen nämlich, wie auf Grund von Mageninhaltsuntersuchungen festgestellt wurde, ganz ausgesprochen die Cladoceren als Nahrungstiere. Die starke Vermehrung von zwei der insgesamt drei im Königssee vorkommenden Cladoceren-Arten aber wird, wie erwähnt, durch höhere Wassertemperaturen begünstigt. Bei höherer Wassertemperatur ist also für die Seesaiblinge ein reichlicheres Angebot an bevorzugter Planktonnahrung gegeben. Allerdings kann auch in kälteren Jahren keinesfalls von einem Mangel an Plankton und damit von einem Nahrungsmangel für die Fische die Rede sein.

Ungünstig wirkt sich auf das Wachstum der Königssee-Fische der starke Befall mit dem Bandwurm *Triaenophorus nodulosus* (Pall.) aus. Eine erfolgreiche Bekämpfung dieses Parasiten ist nur durch Entfernung der Hechte — als der Endwirte für den Bandwurm — möglich.

Vom fischereilichen Standpunkt gesehen ist die — wiederholt künstlich eingesetzte — Seeforelle (*Salmo trutta* L.) unvorteilhaft für den Fischbestand des Sees. Ein Einsatz von Schwebrenken könnte vielleicht fischereiliche Vorteile ergeben.

Angeführte Schriften

Bohmann, L., Engländer H. u. a.	1939:	Untersuchungen über die Ertragsfähigkeit einiger Seen Oberbayerns. Intern. Rev. ges. Hydrob., 39, S. 177—244.
Brehm, V.,	1906:	Untersuchungen über das Zooplankton einiger Seen der nördlichen und östlichen Alpen. Verh. k. k. zoolog.-botan. Ges. Wien, 61. S. 33—43.
Brehm, V. & Zederbauer, E.,	1906:	Beobachtungen über das Plankton in den Seen der Ostalpen. Arch. Hydrob. und Planktonk., 1.
Demoll, R.,	1922:	Temperaturwellen (=seiches) und Planktonwellen. Arch. Hydrob., XIII, 2. S. 313—320.
Findenegg, I.,	1937:	Holomiktische und meromiktische Seen. Intern. Rev. ges. Hydrob., 35, S. 586—610.
Geßner, F.,	1948:	The vertical distribution of Phytoplankton and the Thermocline. Ecology, 29, Nr. 3. S. 386—389.
Geßner, F.,	1950:	Das Phytoplankton der Seen Oberbayerns in seiner quantitativen Entfaltung. Ber. Bayer. Botan. Ges. München, 28. S. 180—194.
Halbfaß, W.,	1923:	Grundzüge einer vergleichenden Seenkunde. Berlin.
Hofer, B.,	1904:	Handbuch der Fischkrankheiten. München.
Kühl, Fr.	1928:	Untersuchungen über Temperaturverhältnisse und Sichtigkeit im Walchensee und Kochelsee in den Jahren 1921—1923. Arch. Hydrob., VI, S. 57—95.
Lebling, C., Haber, G. u. a.	1935:	Geologische Verhältnisse des Gebirges um den Königssee. Abh. geolog. Landesunters. am Bayer. Oberbergamt München, H. 20.
Petzholdt, A.,	1843:	Beiträge zur Geognosie von Tyrol. Leipzig.
Plehn, M.,	1924:	Praktikum der Fischkrankheiten. Handb. Binnenf. Mitteleuropas, Stuttgart, 1, S. 301—470.
Ruttner, F.,	1938:	Limnologische Studien an einigen Seen der Ostalpen. Arch. Hydrob., 32, S. 167—319.

Schindler, O., 1936: Zur Frage der Saiblingsfischerei im Königssee. Allg. Fi. Ztg., 14.

Schindler, O., 1940: Die Saiblinge des Königssees. Intern. Rev. ges. Hydrob., 39, S. 600—627.

Steinmann, P., 1942: Experimentelle Untersuchungen über die Wüchsigkeit der Seesaiblinge (Rötel). Schweiz. Fi. Ztg., 9,

Wagler, E., 1941: Die Lachsartigen (Salmonidae), II. Teil Coregonen. Handb. Binnenf. Mitteleuropas, Stuttgart, 3, H. 6, S. 371—501.

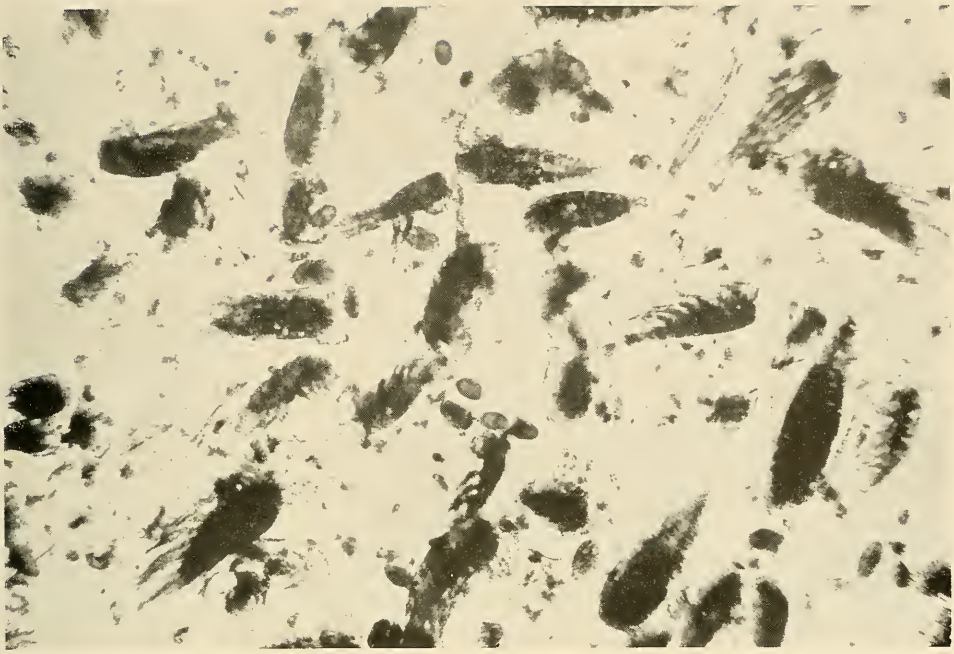


Fig. 18 Teil der Planktonprobe vom 30. Mai 1947, Vertikalzug 0—40 m.

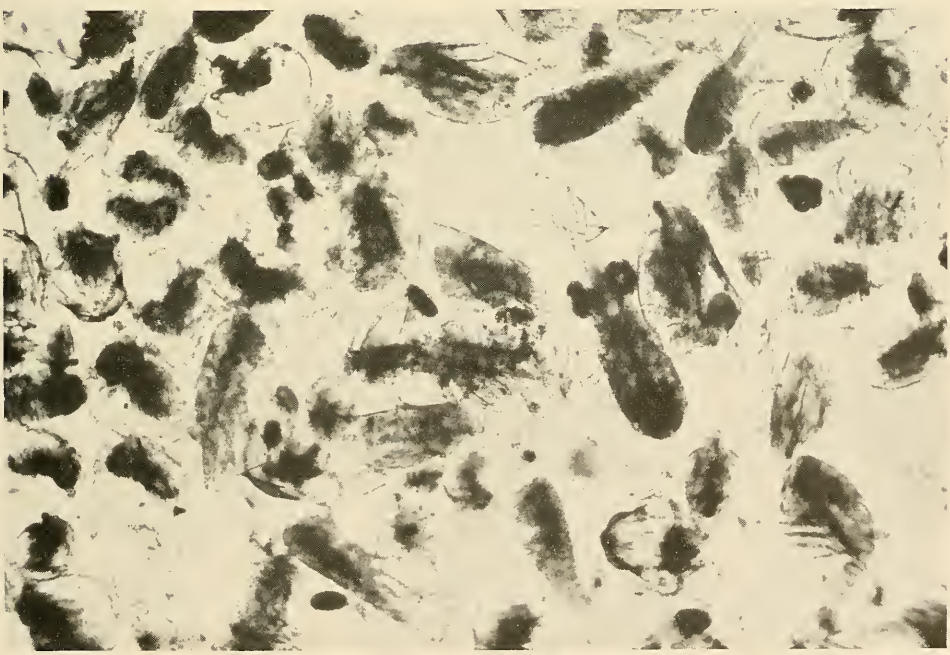


Fig. 19 Teil der Planktonprobe vom 17. August 1947, Vertikalzug 0—40 m.

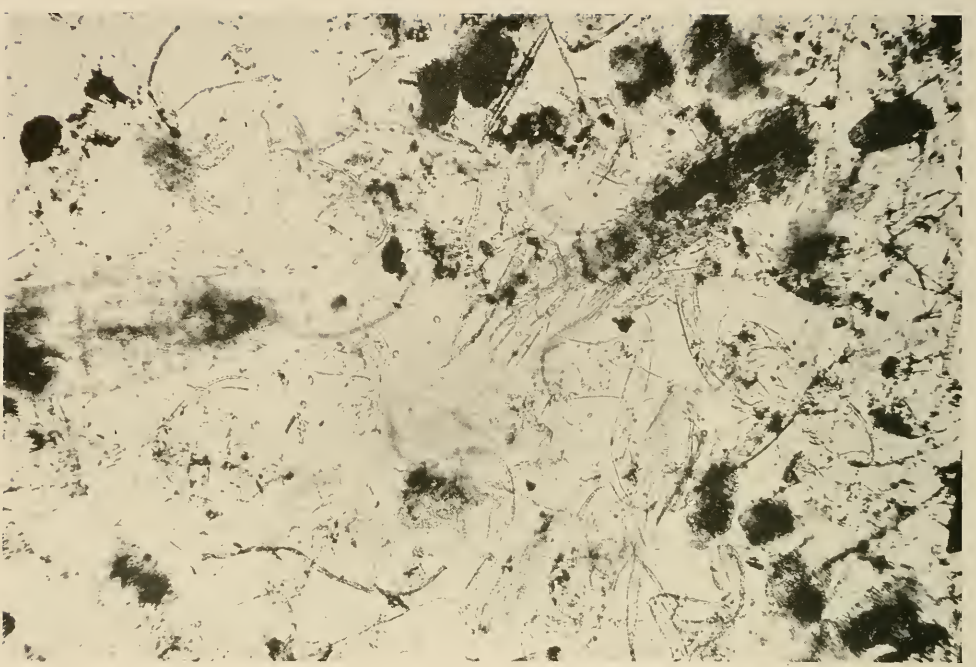


Fig. 20 Teil der Planktonprobe vom 27. September 1947, Vertikalzug 40—80 m.

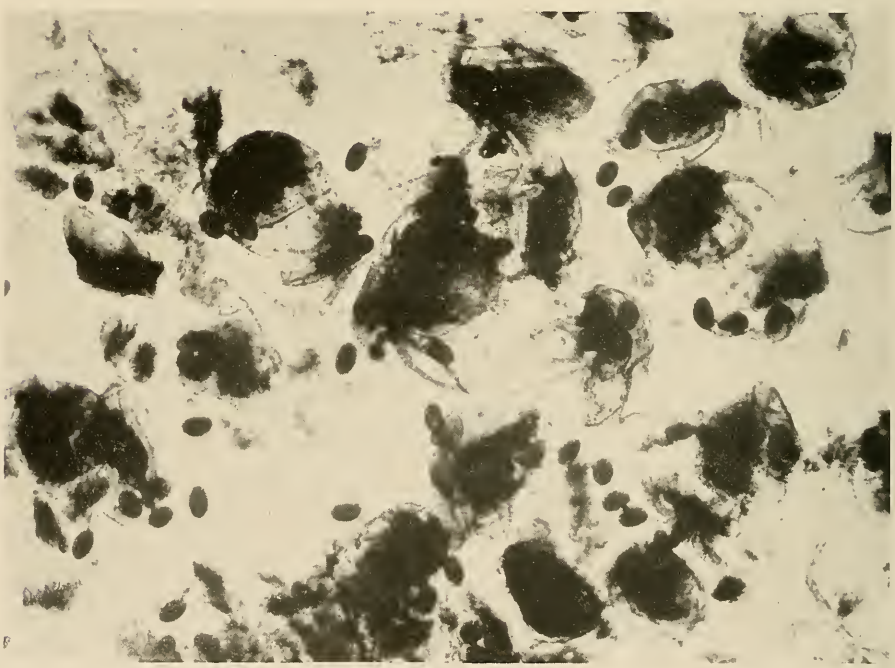


Fig. 21 Kleiner Teil des Mageninhaltes eines Seesaiblings (Schwarzreuter) vom Königssee, gefangen Mai 1947.

S-E5-M
Munich

VERÖFFENTLICHUNGEN

der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG
MÜNCHEN

Walter Hellmich

Die Eidechsen der Ausbeute Schröder

(Gattung *Liolaemus*, Iguan.)

(Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles XIII.)

Mit 8 Abbildungen auf 2 Tafeln

MUS. COMP. ZOOL.
LIBRARY
APR 25 1951
HARVARD
UNIVERSITY

Veröff. Zool. Staatssamml. München	Band 1	S. 129—194	München, 1. Dezemb. 1950.

Die Eidechsen der Ausbeute Schröder

(Gattung *Liolaemus*, Iguan.)

(Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles XIII.)

Mit 8 Abbildungen auf 2 Tafeln

Von Walter Hellmich

Inhalt.

Seite

A. Einleitung und Fundortsverzeichnis 131
B. Systematischer Teil 133
Liolaemus altissimus altissimus Müller und Hellmich 133
„ *altissimus araucaniensis* Müller und Hellmich 135
„ *altissimus moradoënsis* n. ssp. 136
„ *buergeri* Werner 138
„ *chiliensis* (Lesson) 139
„ *fuscus* Boulenger 140
„ *lemniscatus* Gravenhorst 141
„ *leopardinus leopardinus* Müller und Hellmich 141
„ *leopardinus valdesianus* n. ssp. 142
„ *lorenzmülleri* n. sp. 144
„ *monticola chillanensis* Müller und Hellmich 146
„ *monticola monticola* Müller und Hellmich 147
„ *monticola villaricensis* Müller und Hellmich 148
„ *nigromaculatus atacamensis* Müller und Hellmich 149
„ *nigromaculatus kuhlmanni* Müller und Hellmich 150
„ *nigromaculatus zapallarensis* Müller und Hellmich 151
„ *nigroviridis campanae* n. ssp. 152
„ *nigroviridis minor* Müller und Hellmich 155
„ *nigroviridis nigroviridis* Müller und Hellmich 156
„ *nitidus* (Wiegmann) 158
„ *pictus pictus* (Duméril et Bibron) 159
„ *platei curicensis* Müller und Hellmich 160
„ *platei platei* Werner 160
„ *schröderi* Müller und Hellmich 162
„ *tenuis tenuis* (Duméril et Bibron) 163
C. Versuch einer Bestimmungstabelle der chilenischen Liolaemus-Arten 164
D. Allgemeiner Teil 168
I. Tiergeographisch-ökologische Bemerkungen 168
II. Deszendenztheoretische Bemerkungen 173
1. Gegenstand und Breite der Variation 173
2. Modifikatorische oder mutative Variation — Klinen oder Rassen . 178
3. Räumliche Bindung der Variation 181
4. Oekologische Bedeutung der Variation 183
5. Entstehung der Variation 188
6. Oekotypische und autotypische Merkmale und ihre Bedeutung für Systematik und Genetik 189
E. Zusammenfassung 190
F. Angeführte Schriften 192
G. Alphabetisches Verzeichnis der *Liolaemus*-Arten und Rassen 194

A. Einleitung und Fundortverzeichnis.

In ungezählten Gesprächen, die ich fast durch zwei Jahrzehnte hindurch mit Herrn Prof. Dr. Lorenz Müller während gemeinsamer Arbeit führen durfte, stand an erster Stelle das Problem der Variabilität, der ungeheuer großen Mannigfaltigkeit in der Merkmalsausprägung, derer manche Gattungen fähig sind. Neben der scheinbar unbegründeten Fülle der Formen und Farben überraschte zugleich eine Art Gesetzmäßigkeit, nach der bestimmte Merkmale — oft völlig unerwartet — immer wieder auftauchen. Daß in dieser Gegensätzlichkeit wie im Fragenkomplex der Variabilität überhaupt ein Grundproblem der Biologie und in der Klärung dieser Fragen eine der Hauptaufgaben des Systematikers — zur Unterstützung der genetischen Forschung — geborgen liegt, hatte Herr Prof. Dr. Müller sehr rasch erkannt. Seinem Spürsinn nach hierfür geeigneten Untersuchungsobjekten war ebenfalls sehr bald die Gattung *Liolaemus* aufgefallen, die in einer erstaunlich großen Fülle von Arten und Rassen den südlichen Andenraum Südamerikas bis hinauf nach Peru und Bolivien bewohnt.

Seinem Ratschlage folgend sammelte ich während meines Chile-Aufenthaltes fast ausschließlich Angehörige dieser Gattung. Ihre Untersuchung führte mich nach meiner Rückkehr zu engster Zusammenarbeit mit Herrn Prof. Dr. Lorenz Müller, für deren Ermöglichung ich ihm meinen tiefsten Dank schuldig bin.

Wenn ich infolge der Ereignisse des letzten Jahrzehntes heute nicht in der Lage bin, der Monographie der chilenischen Liolaemus-Arten (1934) die längst geplante zusammenfassende Bearbeitung der außerchilenischen Arten folgen zu lassen, so möchte ich heute — aus Anlaß der Festschrift für Herrn Prof. Dr. Lorenz Müller — ihm in Dankbarkeit und Verehrung wenigstens die Bearbeitung einer chilenischen *Liolaemus*-Ausbeute widmen, die letzten Endes auch auf seine Initiative zurückgeht. Mein Dank verbindet sich dabei mit dem Wunsch, daß meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Lorenz Müller, noch viele Jahre ungestörter Sammlungs- und Forschungsarbeit gegönnt seien. —

Herr Wilhelm Schröder begleitete mich auf einem Teil meiner Exkursionen in die Santiago zunächst gelegenen Vorberge der Hochkordillere. Mit der Aufsammlung von Material am Cerro La Parva (3810 m) sowie am Potrero Grande (2200 m) erfüllte er meinen Wunsch, zu den am Cerro de Ramón (3240 m), an der Mine Fierro Carrera (2700 m) sowie im Volcán-Tal (Baños morales, 2400 m, am Cerro Morado, 4320 m) aufgesammelten Belegstücken Vergleichsmaterial aus benachbartem Gelände zu beschaffen. Seine im „Kleinen Norden" durchgeführten Exkursionen (La Serena, Andacollo, Nueva Elqui) bereicherten unsere Sammlungen ebenfalls mit sehr erwünschtem Vergleichsmaterial sowie mit einer neuen Art, seine Sammelfahrt in

die Kordillere von Curicó (Baños de Azufre, Baños de Fierro, Planchon) führte ihn in das Gelände des bisher noch reichlich unbekannten *Liolaemus buergeri* Werner, von dem er neben einer neuen Rasse und einer neuen Art topotypische Exemplare mitbringen konnte. Seinen wiederholten Besuchen der Umgebung von Pucón verdanken wir ein reicheres Material vom Volcán Villarica, das ebenfalls einen Vergleich unserer Samm'ungen (Goetsch-Hellmich) vom gleichen Vulkan gestattete. Endlich liegt noch Material von einer Zahl anderer Fundorte vor, das teils von Herrn W. Schröder selbst, teils von seinen Freunden gesammelt wurde, denen wir ebenfalls herzlichsten Dank für ihre Mitarbeit schuldig sind.

Ein Teil der Schröder'schen Ausbeute wurde bereits bearbeitet (Müller und Hellmich, 1935, 1938, Hellmich, 1938). Der Vollständigkeit halber führen wir dieses Material ohne Besprechung auf. Insgesamt verdanken wir Herrn W. Schröder 616 Exemplare der Gattung *Liolaemus*, die er nach meiner Abreise von Chile gesammelt hat. Für seine aufopfernde zielbewußte Sammeltätigkeit und für die Überlassung des Materials ist die Zoologische Staatssammlung München Herrn Schröder zu tiefstem Danke verpflichtet. —

Zur näheren Kennzeichnung der Fundorte lasse ich hier ein alphabetisches Verzeichnis folgen:

Alphabetisches Verzeichnis der Fundorte.

(Bei der Angabe der s. Br. sind die Minuten auf 5' abgerundet; die Regioneneinteilung ist angegeben nach Hellmich, 1933, S. 215. Abkürzungen: a) Strauchst. = Strauchsteppen-Region, Urw = Urwaldregion, b) KN = Kleiner Norden, MCh = Mittelchile, SCh = Südchile, x = Hochkordillere.

Fundort	Höhenlage		Südl. Breite	Region	
Abanico	1000—1800 m	x	33°30'	Strauchst.	MCh
Andacollo	1100		30°10'	„	KN
Baños des Azufre	2600	x	35°10'	„	MCh
Baños de Fierro	2700	x	35°10'	„	„
Campana	1800		33°00'	„	„
Cerro Morado	2400	x	33°45'	„	„
Coquimbo	100		29°55'	„	KN
Cuesta Vergara	2400	x	35°10'	„	MCh
El Salto	300		33°00'	„	„
Fierro Carrera	2800	x	33°10'	„	„
Lago Villarica	400	x	39°20'	Urw.	SCh
Laguna del Morado	2400	x	33°45'	Strauchst.	MCh
Laguna Negra	2400	x	33°40'	„	„
La Ligua	200		32°30'	„	KN
La Patagua	200		32°30'	„	„
Las Condes	1800	x	33°20'	„	MCh
La Serena	150		29°50'	„	KN
Los Cipreses	900—1400	x	35°10'	„	MCh
Los Queñes	700—1400	x	35°10'	„	„
Lo Valdés	2400	x	33°50'	„	„
Mamuil-Malal	700	x	39°35'	Urw.	SCh
Manquehue	1100		33°20'	Strauchst.	MCh
Morales	2300	x	33°50'	„	„
Nueva Elqui	2300	x	30°00'	„	KN
Parva	2300	x	33°20'	„	MCh
Passo Peladero	2800	x	33°40'	„	„

Fundort	Höhenlage		Südl. Breite	Region	
Potrero Grande	2200—2400	x	33°30'	Strauchst.	MCh
Pucón	300— 800	x	38°20'	Urw.	SCh
Rio Claro	900—1400		35°20'	Strauchst.	MCh
Rio San Francisco	2000	x	33°15'	„	„
Rio Seco	3200	x	30°00'	„	KN
Rio Teno	900—1400	x	35°10'	„	MCh
San Ramón	2500—3220	x	33°30'	„	„
Vicuña	700		30°05'	„	KN
Vizcacha	2000		32°00'	„	MCh
Volcán Chillan	2200	x	36°50'	„	„
Volcán Villarica	1000—1400	x	39°30'	Urw.	SCh
Zapallar	50		32°40'	Strauchst.	KN

B. Systematischer Teil.

Liolaemus altissimus altissimus Müller und Hellmich

Terra typica: „Fierro Carrera (Rio de San Francisco, Massiv des Cerro del Plomo), 2700 m Mittelchile".

Liolaemus altissimus altissimus Müller und Hellmich, 1932, Zool. Anz. 98, Seite 197 Fig. 1. Hellmich, 1934, Abh. N. F. 24, Seite 68, Taf. I., Fig. 10.

Vorliegendes Material: 103 Exemplare

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
111/1947 a—i	4 ♂♂ erw. 3 ♂♂ hlbw. 1 ♀ erw. 1 ♀ hlbw.	An der Parva (Kord. v. Santiago) 2300 m	24. 3. 32	Schröder
112/1947 a—g	2 ♂♂ erw., 1 ♀ erw. 2 ♂♂ hlbw. 1 ♀ hlbw.	Peladero-Paß Laguna Negra 2800 m	8. 1 33	Grandjot
	1 ♂ erw.	Laguna Negra 2400 m	25. 2. 32	
211/1947 a—t	11 ♂♂ erw., 2 ♂♂ hlbw. 2 ♀♀ erw., 4 jg.	Fierro Carrera 2800 m	14. 4. 33	Schröder
212/1947	14 ♂♂ erw., 14 ♀♀ erw. 2 jg.	Potrero Grande 2200 m	25. 2. 33	Schröder
213/1947	14 ♂♂ erw., 6 ♂♂ hlbw 8 ♀♀ erw., 3 ♀♀ hlbw.	Potrero Grande 2200—2400 m	25.—26. 2. 33	Schröder
214/1947	1 ♂ erw.	Potrero Grande 2200 m	25. 2. 33	Schröder
215/1947 a—d	2 ♂♂ erw., 1 ♀ erw. 1 jg.	San Ramón 2500—3220 m	1932	Grandjot

Die große Bereicherung unseres *altissimus*-Materials war uns besonders willkommen, da sich einerseits die Abgrenzung der bisher beschriebenen Rassen um so schärfer durchführen ließ und sich andrerseits die Entwicklung des Farbenkleides und des Zeichnungsmusters sehr gut verfolgen läßt.

In der Pholidosis stimmen alle Exemplare sehr gut überein. Die Kopfschilder neigen allgemein zu einer starken Aufspaltung, die vor allem die hintere Kopfregion und alte Tiere betrifft. Die große Variabilität in der

Frontoparietalregion wurde an einigen Beispielen bereits 1934 figürlich dargestellt. Sehr deutlich sind die vergrößerten Supraocularia ausgebildet, von denen durchschnittlich vier angetroffen werden, von denen das zweite von vorn das größte zu sein pflegt. Die Überprüfung des 1934 in der „Diagnose" angegebenen Merkmals „Temporalschuppen gekielt" ergab das Gegenteil in der Mehrzahl der Fälle, in der die Temporalia ungekielt sind; sind sie trotzdem gekielt, dann besteht die Kielung immer nur aus sehr stumpfen Kielen, die meist nur auf den mittleren Temporalschuppen ausgeprägt ist. Aurikularschüppchen sind höchst selten und dann nur sehr schwach ausgebildet. Die Schuppen der Halsseiten sind immer ziemlich groß und geschindelt, auf der Halsfalte fast immer etwas aufgerichtet und zuweilen auch deutlich gekielt. Nur kurz vor der Vorderextremität, in der Schulterregion, werden die Halsseitenschuppen granulär. Die Kielung der Rückenschuppen ist immer sehr scharf, das Größenverhältnis der Rücken-, Seiten- und Bauchschuppen zueinander variiert nur in geringem Ausmaß. Die Zahlen der Schuppen um die Rumpfmitte bewegen sich zwischen 47 und 58, das Mittel liegt bei **51**, schwankt aber innerhalb der einzelnen Populationen zwischen 49 und 53, wobei die Durchschnittszahl bei den ♀♀ um ein Geringes höher zu liegen pflegt. Die Zahl der Analporen ist konstant und beträgt immer 2.

Die Grundfarbe bleibt sich immer gleich, das Grundzeichnungsmuster besteht aus Querbinden, deren Ausprägung und Konfiguration ziemlich großen Schwankungen unterworfen ist. Mit fortschreitendem Alter, besonders aber bei den ♂♂, beginnt sich vom Nacken her eine Pfeffer-Salzzeichnung auszubreiten, die durch eine Dunkelfärbung der Schuppenbasis und der Umgebung des Kieles entsteht und die ursprüngliche Grundfärbung nur noch in der Form heller Spritzfleckchen bestehen läßt. Sie dehnt sich zunächst entlang den Flanken aus und überzieht schrittweise die gesamte Oberfläche, bis schließlich nur der Schwanz lebhaft gezeichnet bleibt.

Die Binden können im einzelnen ziemlich gerade oder aber auch sehr deutlich gekurvt sein und sich bereits auf dem Rücken, meist aber erst auf den Seiten verzweigen. Supraciliarstreifen sind nie durch hellere Tönung hervorgehoben, sondern entstehen — allerdings sehr selten — höchstens dadurch, daß die Querbinden diese Zone freilassen. Zuweilen sind die Binden auf dem Rücken nach vorn umgebogen, selten schließen sie sich auch unregelmäßig, so daß eine Art schwacher Ozellenzeichnung eingeleitet wird. Zwischen den Binden treten zuweilen zusätzlich einige dunkle Fleckchen auf. Selten sind die Binden hinten hellgerandet. Bei einem jüngeren Tier vom Peladero-Paß schließen sich die Binden an eine dunkle Vertebrallinie an und verschmälern sich sehr stark nach den Seiten, um sich auf den Flanken wieder zu verbreitern oder aufzugabeln. Innerhalb der einzelnen Populationen ist die Neigung zu dem einen oder anderen Zeichnungstyp etwas stärker ausgeprägt, ohne daß eine deutliche Abgrenzung möglich ist.

Ein Vergleich der Maße bei einzelnen Tieren ergibt ziemlich starke

Abweichungen (s. Maßtabelle), die vor allem auf die Konservierung und auf Verkürzungen durch Tod oder durch Verquetschungen während des Transports zurückzuführen sind. Maße an toten Tieren dürfen wohl immer nur als Anhaltspunkte genommen werden. Ich darf hier auf die Erfahrungen verweisen, die L. Schuster bei ihren Messungen an unserem *Liolaemus*-Material gesammelt hat (1950, in Druck).

Maße:

Nr.		Kopfrumpf-länge	Schwanz-länge	Kopf-länge	Kopf-breite	Kopf-höhe	Vorder-bein	Hinter-bein	Fuß
213/47a	♂ erw.	67	(84)	17	14	10	23	40	19
213/47b	♂ erw.	67	100	16	17	9	24	40	20
213/47c	♂ erw.	69	115	16	18	10	24	41	21
213/47d	♀ erw.	66	115	15	17,5	9	25	41	19
213/47e	♀ erw.	67	113	16	15,5	9	22	38	19
213/47f	♀ erw.	68	105	18	14,5	9	22	35	18

Liolaemus altissimus araucaniensis Müller und Hellmich

Terra typica: „Volcán Villarica, Südchile, 1400 m".

Liolaemus altissimus araucaniensis Müller und Hellmich, 1932, Zool. Anz. 98, S. 205 Hellmich, 1934, Abh. N. F. 24, S. 72, Taf. I, Fig. 11. 1938, Zool. Anz. 124, S. 239.

Vorliegendes Material: 42 Exemplare.

Zool. Staatssammlung Herpet. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
65/1933	1 ♂ erw.	Volcán Villarica 1400 m	10. 2. 33	W. Schröder
66/1933 a—l	11 ♂♂ erw.	„ „	„	„
67/1933 a—i	6 ♀♀ erw. 3 ♀♀ hlbw.	„ „ „ „	„ „	„ „
68/1933 a—f	3 ♂♂ jung. 3 ♀♀ jung.	„ „ „ „	„ „	„ „
94/1933 a—l	1 ♂ erw. 4 ♂♂ erw. 1 ♂ jung. 2 ♀♀ erw. 1 ♂ jung. 1 ♀ jung. 1 ♀ erw.	Villarica-See Lavafeld am Villarica, 1200 m 1000 m am Villarica-See, 400 m	1932 17. 2. 32	„ „ „
99/1933 a—d	4 Jungtiere	Volcán Villarica 1400 m	10. 2. 33	„

Der Originalbeschreibung lagen nur drei am Volcán Villarica gefangene Tiere zugrunde, von denen zwei Exemplare erwachsene ♀♀, eines ein halbwüchsiges Tier waren. Die reiche Ausbeute Schröder's, die allein 18 erwachsene ♂♂ enthält, war deswegen besonders zu begrüßen, da sie eine wesentliche Lücke ausfüllte. Ein erwachsenes ♂ wurde von mir 1938 beschrieben, an gleicher Stelle wurde das gesamte Material und die Variabilität besprochen.

L. a. araucaniensis ist uns bisher aus Chile als südlichste Form des altissimus-Rassenkreises bekannt, sie ist kleiner und plumper gebaut als

die Nominatform. Ihr im wesentlichen dunkleres Kolorit kommt sowohl durch eine melanistische (s. str.) als auch nigristische Komponente zustande (vgl. Reinig, 1937.) Im Gegensatz hierzu steht die stärkere Betonung heller Supraciliar- und Subocularstreifen. Die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte (56—63) liegt wesentlich höher als bei der Nominatform, noch höher liegt sie bei dem etwas nördlicher, aber auf argentinischem Boden vorkommenden *L. a. neuquensis*, den Herr Prof. Dr. Goetsch vom Volcán Copahue (etwa 37° 45 ' s. Br.) mitbrachte. Bei dieser Rasse wurden 65—72 Schuppen um die Rumpfmitte gezählt (Müller und Hellmich 1939b), bei einem Jungtier sogar 78, außerdem ist die melanistische Komponente stärker ausgeprägt, indem neben der Grundfarbe der Oberseite auch der Bauch, die Analpartie und die Schwanzwurzel schwarz gefärbt sind.

Liolaemus altissimus moradoënsis n. ssp.

Tafel 11, Figur 22, 23.

Terra typica: „Laguna del Morado (Lo Valdés), 2400 m, Hochkordillere von Santiago".

Liolaemus altissimus altissimus, part., Hellmich, 1934, Abh. N. F. H. 24, S. 68.

Vorliegendes Material: 8 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
216/1947 Typus	1 ♂ erw.	Laguna del Morado (Lo Valdés) 2400 m	11. 3. 33	Schröder
217/1947 a—e Paratypoide	2 ♂♂ erw. 2 ♂♂ hlbw. 1 ♀ erw.	„ „ „	„ „ „	Schröder Grandjot
71/1931 a—b	2 ♀♀ erw.	Trogtal des Cerro Morado 2400 m	2. 11. 30	Hellmich

Unter dem Material, das mir zur Veröffentlichung in den Abh. d. Bayer. Akad. d. Wiss. vorlag, fielen mir bereits zwei Exemplare auf, die ich selbst im Trogtal des Cerro Morado gefangen hatte und von denen sich besonders das Tier Nr. 444 (Coll. Goetsch-Hellmich) durch das Auftreten heller Streifen auf dem Rücken auszeichnete. Indessen brachten Frau Dr. Grandjot und Herr Schröder von dem gleichen Fundort sechs weitere Exemplare mit, die sich völlig gleichen und von dem übrigen reichen *altissimus*-Material deutlich unterscheiden, so daß es mir unerläßlich erscheint, sie von den übrigen *altissimus*-Exemplaren aus den etwas nördlicheren Gebieten der Santiaguiner Hochkordillere subspezifisch abzutrennen.

Diagnose: Eine Rasse von *L. altissimus*, die sich durch geringere Größe, durch die deutliche Heraushebung hellerer Supraciliarstreifen und parallellaufende Verdunkelung der Occipito-Parietal- und der Maxillarbänder sowie durch deutlich ausgeprägte Querbänderung auszeichnet.

Beziehungen: *L. altissimus moradoënsis* nimmt eine Zwischenstellung zwischen der Nominatform und der südlichen *araucaniensis*-Rasse ein.

In der Ausbildung der Schuppen sowie ihrer Zahl um die Rumpfmitte gleicht sie noch der Nominatform (*altissimus* 46—**51**—58, *moradoënsis* 48—**52**—56, *araucaniensis* 56—**59**—63), in der Zeichnung ähnelt sie sehr stark der *araucaniensis*-Rasse, nur neigt sie noch nicht zu dem starken Melanismus, durch den sich *L. a. araucaniensis* auszeichnet (vergl. S. 134).

Beschreibung: ♂ erw. (Typus), Zoologische Staatssammlung München Herp. Nr. 216/1947, Laguna del Morado (Lo Valdés), 2400 m.

Im Habitus etwas kleiner und ein wenig schlanker als die Nominatform, im Schuppenkleid mit der letzteren übereinstimmend.

52 Schuppen um die Rumpfmitte, 15 Schuppen kommen auf Kopflänge, in Rückenmitte gemessen, 2 Analporen. Länge der Hinterextremität gleich der Entfernung von den Weichen bis knapp hinter die Ohröffnung, Schwanz reichlich anderthalbmal so lang wie Kopfrumpflänge.

Grundfärbung hellbräunlicholiv, die Pileusmitte etwas dunkler, mit kleinen dunkelbraunen Fleckchen überstreut, die als Fortsetzung eines dunklen Bandes zu deuten sind, das die Occipito-Parietalregion bis zur Schwanzwurzel durchzieht. Dieses Band entsteht durch eine Braunfärbung der Schuppenkiele und ihrer nächsten Umgebung. In diesem Bande stehen dunkle V-förmige Querbinden, deren Spitze nach hinten gerichtet ist und deren Schenkelwinkel nach hinten immer stumpfer und schließlich sehr unregelmäßig werden. Die Binden werden auf den Flanken jenseits der hellen, etwa drei Schuppen breiten Supraciliarstreifen durch schmale dunkelbraune Barrenflecke fortgesetzt, die zum Teil in Verbindung stehen. Auf der Oberseite der Extremitäten einige verstreute dunkle Fleckchen, auf dem Schwanz eine durch Einzelflecke angedeutete Medianlinie, die auf der Schwanzwurzel mit zwei langgezogenen Querbändern beginnt.

Unterseite blaugrau, ohne jede Zeichnung.

Variabilität: In den Merkmalen der Pholidosis stimmen die Exemplare weitgehend überein. Die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte schwankt zwischen 48 und 56 (Durchschnitt **52**).

Auch in der Färbung und Zeichnung sind alle Exemplare sehr einheitlich. Bei allen Paratypoiden sind außer der dunkleren Tönung der Rückenmitte auch die Flanken dunkler (meist bräunlich) getönt, so daß die hellen überall ziemlich breiten Supraciliarstreifen sehr deutlich herausspringen. Die Bogenflecke des Rückens sind bei drei Exemplaren hinten hellgerandet und bei einem Tier ziemlich unregelmäßig ausgeprägt. Auf der Kehle zeigt sich bei einigen Exemplaren eine Andeutung von Längsstrichelungen; außerdem trägt die Unterseite bei der Mehrzahl der Tiere einen deutlichen blaugrünen Schimmer.

Von den beiden Exemplaren, die ich selbst am Fuße des Cerro Morado fing, zeigt ein Tier die gleiche typische Zeichnung, wie sie oben beschrieben wurde. Das zweite Exemplar stellt gewissermaßen eine „*concolor*-Variante" dar, da bei ihm außer der blassen Heraushebung der hellen Supraciliarstreifen, die hier drei bis vier Schuppen breit sind, keine Zeichnungselemente zu erkennen sind.

Maße:

Nr.		Kopfrumpf-länge	Schwanz-länge	Kopf-länge	Kopf-breite	Kopf-höhe	Vorder-bein	Hinter-bein	Fuß
216/1947	♂ erw.	61	(88)	15,5	11,5	9	21	36	19
217/47a	♂ erw.	57	96	14,5	11	8	20	35	18
217/47b	♀ erw.	50	92	13	9	7	19	33	16

Liolaemus buergeri Werner

Terra typica: „Planchon, Cordillera de Curico, Chile".

Liolaemus buergeri Werner, 1907, in Bürger, An. Univ. Chile, Santiago, S. 6, Taf. I, Fig. 1. Müller und Hellmich, 1935, Zool. Anz. 109, S. 122, Abb. 1—2.

Vorliegendes Material: 89 Exemplare.

Zool. Staatss. München Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
16/1933	1 ♂ erw.	Cuesta Vergara „ 2400 m	30. 1. 33	Schröder
17/1933 a—i	3 ♂♂, 3 ♀♀, 3 juv.	„ 2400 m	30. 1. 33	„
18/1933 a—g	2 ♂♂, 3 ♀♀ erw. 2 ♀♀ hlbw	Baños de Fierro 2700 m	28. 1. 33	„
19/1933	1 ♂ erw.	Pampas vor den Baños de Azufre 2600 m	26. 1. 33	„
20/1933 a—o	2 ♂♂, 7 ♀♀, 5 juv.	„	26. 1. 33	„
21/1933 a—n	5 ♂♂, 8 ♀♀ erw.	„	27. 1 33	„
22/1933 a—o	4 ♂♂, 11 ♀♀ erw. 4 juv	„	27 1. 33	„
23/1933 a—l	3 ♂♂, 5 ♀♀ erw. 3 juv	„	28. 1. 33	„
179/1947 a—f	8 ♂♂, 3 ♀♀ erw.	„	26 bis 28. 1. 33	„
	2 ♂♂ erw.	„		„
	3 ♀♀ erw.	„		„
	1 ♀ jung	„		„

Zu den interessantesten Ergebnissen der Sammlungstätigkeit W. Schröder's gehört die Wiederauffindung des von Bürger erstmalig gesammelten und von F. Werner beschriebenen *Liolaemus buergeri*. Da die Erstbeschreibung aber mangelhaft war, gaben wir (Müller u. Hellmich 1935) eine eingehende Beschreibung einiger erwachsener Tiere dieser Art. Das von W. Schröder gesammelte Material ist nicht einheitlich. Merkwürdigerweise unterscheiden sich die Tiere von der Cuesta Vergara und den Baños de Fierro von den Exemplaren aus der Pampa de Azufre durch bedeutendere Größe und ihren gedrungeneren Habitus. Die noch restlich vorliegenden sechs Exemplare, die in die Besprechung der Variabilität 1935 nicht eingeschlossen waren, gehören der kleineren und etwas schlankeren Form an. Die Durchschnittsgröße der 4 vollerwachsenen Exemplare beträgt 66,7 mm gegenüber 80,5 mm Durchschnittsgröße der Tiere von den Baños de Fierro und 93,8 mm der Tiere von der Cuesta de Vergara. Die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte schwankt zwischen 73 und 76 (Mittelwert **74**.) In der Variabilität der Pholidose und der Färbung und Zeichnung

schließen sich die sechs vorliegenden Exemplare eng der bereits früher besprochenen kleinen Form an. Die Grundfarbe ist hellolivgrau, Pileus und Schwanz zeigen eine mehr bräunliche Tönung. Occipital- und Temporalbänder bestehen meist aus eng miteinanderverflochtenen dunkelbraunen unregelmäßigen Querbarren, die sich bei einigen Exemplaren in Form abgerundeter Fleckchen über die sonst ungezeichnete Region des Supraciliarstreifens fortsetzen. Die hellgraue Unterseite neigt bei drei Tieren zu einer leichten Verdunkelung, die dadurch entsteht, daß — vor allem in der Bauchmitte — die Basis der Schuppen angeschwärzt wird.

Leider sind seit unsrer ausführlichen Beschreibung keine weiteren Exemplare von *L. buergeri* bekannt geworden, so daß die Frage, ob es sich bei den beiden Formen nur um eine Standortsmodifikation oder um geographische Rassen handelt, leider noch nicht gelöst werden kann. Die Untersuchung dieser Frage wäre hier besonders reizvoll, da es sich bei dem Areal von *L. buergeri* um ein von mineralischen Quellen reich durchsetztes vulkanisches Gelände handelt, das vielleicht in irgendeiner Weise mit der erstaunlichen Variation in Zusammenhang stehen könnte (vgl. S. 182). Für spätere Vergleiche führe ich noch die Maße von drei Exemplaren auf:

Maße:

	Kopfrumpflänge	Schwanzlänge	Kopflänge	Kopfbreite	Kopfhöhe	Vorderbein	Hinterbein	Fuß
♂ erw.	68	96	15,5	14,5	11	24	42	20
♀ erw.	66	101	15	13,5	10	22	37	18,5
♀ erw.	67	107	14,5	13	9,5	23	38	19,5

Liolaemus chiliensis (Lesson)

Terra typica: „Talcahuano".

Calotes chiliensis Lesson, 1831, in Duperry, Voyage Coquille, Zool. II, part. 1, S. 36, Tafel 1, Figur 2.

Liolaemus chiliensis Hellmich, 1934, Abh. N. F. 24, S. 17, Taf. I, Fig. 3. Hellmich, 1938, Zool. Anz. 124, S. 237.

Vorliegendes Material: 14 Exemplare.

Zool. Staatss. München Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
114/1948 a—e	4 ♂♂ erw. 1 ♀ erw.	Rio Claro-Tal 900 m	31. 1. 33	Schröder
210/1947	1 ♂ hlbw.	Rio Claro-Tal 1200 m	31. 1. 33	Schröder
61/1933 a—f	3 ♀♀ erw. 2 ♂♂ nicht völlig erw. 1 ♂ nicht völlig erw.	Villarica-See Lavafeld am Villarica 1200 m	23. 1. 32 17. 2. 32	Schröder Schröder
62/1933 a—c	1 ♂ erw. 2 ♀♀ erw.	Mamuil-Malal	5. 2. 32	Schröder

Bei sämtlichen aus dem Rio Claro-Tal stammenden Exemplaren ist

das Frontale geteilt, die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte schwankt zwischen 26 und 32 (Mittelwert **30**), die Zahl der Analporen beträgt zwei. Ein Männchen (Kopfrumpf-Länge 81 mm) ist beinahe zeichnungslos, nur ganz schwach heben sich zwei hellere Supraciliarstreifen ab, an deren Innenrand einige wenige Schuppen der Rückenpartie eine dunkle braune Spitze tragen. Die drei anderen erwachsenen Männchen zeigen eine aus einer dunkelbraunen Marmorierung zusammengesetzte Fleckenzeichnung, aus der die Supraciliarstreifen ausgespart sind. Die Unterseite sämtlicher Exemplare ist zeichnungslos.

Die Exemplare vom Villarica-See und von Mamuil-Malal wurden bereits früher besprochen (1938). Der etwas höhere Mittelwert der Schuppen um die Rumpfmitte, der hier bei **32** liegt gegenüber **27** bei den Exemplaren aus Mittelchile, deckt sich mit der gleichen Erscheinung bei anderen Arten und Rassen der Gattung *Liolaemus*, deren Verbreitungsgebiete sich aus der Steppen- in die Urwaldregion erstrecken.

Liolaemus fuscus Boulenger

Terra typica: „Valparaiso".

Liolaemus fuscus Boulenger, 1885, Cat. Liz. II, S. 144, Taf. X, Fig. 2, Hellmich, Abh. N. F. S. 36, Taf. I, Fig. 7.

Vorliegendes Material: 5 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
203/1947 a—e	2 ♂♂, 1 hlbw.	La Serena, 150 m	11. 1. 33	Schröder
	1 ♂	Coquimbo	30. 12. 32	Schröder
	1 hlbw.	La Patagua bei La Ligua, Küstenkordillere	20. 9. 32	Schröder

Papudo und Zapallar waren bisher die nördlichsten Fundorte von *L. fuscus*-Exemplaren unsrer Sammlung. Der von Werner beschriebene *L. erythrogaster* (1898), den wir (Müller u. Hellmich 1933) für identisch mit *L. fuscus* erklärten, stammte von Coquimbo. Die Exemplare aus der Sammlung Schröder bestätigen das Vorkommen dieser meist nur in geringer Individuendichte lebenden *Liolaemus*-Art am nördlichsten Rande der Strauchsteppe. Bei den vorliegenden Exemplaren ist die Kielung der Temporalia zuweilen ziemlich schwach. Die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte liegt ein wenig niedriger (44-**45**-47) gegenüber mittelchilenischen Tieren (47-50). Der für diese Art charakteristische dunkle Vertebralstrich ist bei allen fünf Exemplaren deutlich ausgeprägt. Von einer Rotfärbung des Bauches, die Werner für seinen *erythrogaster* aufführt, ist nichts — oder zum mindesten nichts mehr — zu sehen.

Maße:

	Kopfrumpf-länge	Schwanz-länge	Kopflänge	Kopfbreite	Kopfhöhe	Vorderbein	Hinterbein	Fuß
203/47a♂	46	92	11,5	9	6	15	25	13
203/47b♂	43	90	11	8,5	6	12	25	13

Liolaemus lemniscatus Gravenhorst

Terra typica: „Valparaiso".

Liolaemus lemniscatus Gravenhorst, 1838, Nov. Act. 18, 2, S. 731, Tafel 54, Figur 12. Hellmich, 1934, Abh. N. F. S. 29, Tafel I, Figur. 6.

Vorliegendes Material: 39 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
199/1947 a—f	1 ♂, 3 ♀♀ 2 jg	Manquehue, Santiago, 1100 m	12. 2. 33	Grandjot
200/1947 a—l	3 ♀♀ 1 ♂, 7 ♀♀	Rio Claro-Tal 900 m Rio Claro-Tal 1250 m	31. 1. 33	Schröder
201/1947 a—n	4 ♂♂, 7 ♀♀ 2 hlbw.	Los Queñes (Curicó) 700—1400 m, bes. 1000 m	22. 1. 33	Schröder
202/1947 a—i	2 ♂♂, 7 ♀♀	La Serena, 150 m	27. 12. 32 11. 1. 33	Schröder

Die Variabilität von *L. lemniscatus* konnte an Hand eines sehr großen Materials (289 Ex.) ausführlich besprochen werden (Hellmich 1934); auch bei *lemniscatus* scheint die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte in südlicher Richtung wenigstens etwas anzusteigen (vergl. S. 34). Bei den Tieren von Los Queñes betragen die Werte 39-**43**-46, bei den hier vorliegenden Exemplaren von Mittelchile 39-**40**-43, bei den Belegstücken von La Serena 39-**41**-44. Die Vermutung, daß *lemniscatus* etwa die Grenze der Strauchsteppenregion einhält, hat sich durch den neuen Fundort La Serena bestätigt: die nördliche Grenze dieser Region liegt auf der Breite von Coquimbo-La Serena (Hellmich 1933).

Liolaemus leopardinus leopardinus Müller und Hellmich

Terra typica: „Fierro Carrera (Rio San Francisco, Massiv des Cerro del Plomo), 2700 m, Mittelchile."

Liolaemus leopardinus leopardinus Müller und Hellmich, 1933, Zool. Anz. 97, S. 309, Fig. 1. Hellmich, 1934, Abh. N. F., S. 96, Taf. II, Fig. 5.

Vorliegendes Material: 6 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
204/1947	1 ♀ erw. mit Jungtieren	Potrero Grande 2200 m	25. 2. 33	Schröder
205/1947 a—e	2 ♂♂, 2 ♀♀ 1 ♀ hlbw.	Potrero Grande 2200 m	25. bis 26. 2. 33	Schröder

Die vorliegenden Exemplare vom Potrero Grande ähneln sehr stark den Tieren von Fierro Carrera. Im Schuppenkleid fällt die ziemlich häufige starke Aufspaltung der Schilder in der Frontal- und Interparietalregion sowie die schwache Kielung der Temporalia auf. Die Temporalia zeigen

meist nur sehr stumpfe Kiele, die nicht die gesamte Länge der Schuppen durchziehen. Am Vorderrand der Ohröffnung stehen 2–3 verrundete Aurikularschüppchen. Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte 74-**78**-84, Schuppen auf Kopflänge 22-**23**-25. 4 Analporen.

Auch in der Färbung und Zeichnung stehen sie den topotypischen Exemplaren am nächsten. Ihr Gesamtkolorit ist ein wenig dunkler, bei zwei Exemplaren mehr ins Blaugrüne spielend. Die dunkle Strichelung und Fleckung deckt sich mit der Zeichnung der Paratypoide, nur ist die dunkle Vertebrallinie bei allen Exemplaren vorhanden. Bei dem halbwüchsigen Exemplar sind die dunklen Flecke kleiner, so daß eine Annäherung an den Zeichnungstyp der *ramonensis*-Rasse festzustellen ist, während ein erwachsenes Weibchen durch schwache Unterdrückung der Zeichnungselemente und Dunkelfärbung der Flanken eher zu den Exemplaren von Lo Valdes (*valdesianus*-Rasse) überführt.

Die Exemplare vom Potrero Grande vermitteln somit zwischen der etwas nördlicher lebenden Nominatform einerseits, der *ramonensis*- und *valdesianus*-Rasse andrerseits. Ich stelle sie zur Nominatform, halte aber eine weitere Überprüfung der Variabilität der Zeichnung gerade hier für unerläßlich und besonders reizvoll.

Das erwachsene Weibchen 204/1947 trägt fast schlupfreife Jungtiere im Leib (vergl. S. 171).

Liolaemus leopardinus valdesianus n. ssp.

Tafel XII, Figur 28, 29.

Terra typica: „Lo Valdés, Morales, Volcán-Tal (Hochkordillere von Santiago)".

Vorliegendes Material: 9 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
206/1947 Typus	♂ erw.	Lo Valdés, Morales, Volcán-Tal, 2300 m	13. 3. 33	Schröder
207/1947 a—h Paratypoide	8 ♀♀	Lo Valdés, Morales, Volcán-Tal, 2300 m	11. bis 13. 3. 33	Grandjot Schröder

Diagnose: Eine Rasse von *Liolaemus leopardinus*, die sich von der Nominatform durch Zeichnungsmerkmale unterscheidet. Die aus rundlichen, zuweilen ocellenartigen Flecken bestehende Zeichnung, die uns veranlaßte, der Nominatform den Namen „*leopardinus*" zu geben, ist hier fast völlig zurückgebildet und zumeist durch eine schwache, hinten hell gesäumte Querbänderung ersetzt, außerdem sind die Flanken mit dunkelbraunen, meist miteinander verschmolzenen Barrenflecken besetzt.

Beziehungen: *L. leopardinus*-Exemplare vom Potrero Grande scheinen durch gleitende Variabilität zu der neuen Rasse überzuleiten, die dunkle Flankentönung ist bereits bei der *ramonensis*-Rasse angedeutet.

Beschreibung: Typus, ♂ erw., (Zoologische Staatssammlung München Herp. Nr. 206/1947), Lo Valdés, Morales, Volcán-Tal, 2300 m, 13. 3. 1933, Schröder leg. Im Habitus und in der Pholidose ähnelt der Typus der Nominatform, so daß sich eine längere Beschreibung erübrigt. Die Beschilderung

des Kopfes besteht aus ziemlich vielen kleinen Schildchen, Frontale aufgeteilt, Interparietale etwas größer als die Parietalia, fünf vergrößerte Supraocularia, Temporalia zum Teil mit stumpfen Kielen, Aurikularschüppchen nur schwach ausgeprägt.

75 Schuppen um die Rumpfmitte, 22 Schuppen kommen auf Kopflänge, in Rückenmitte gemessen, drei Analporen. Länge der Hinterextremität gleich der Entfernung von den Weichen bis knapp hinter die Ohröffnung. Der an der Spitze regenerierte Schwanz ist reichlich anderthalbmal länger als Kopfrumpflänge.

Grundfarbe olivbraun, Pileus durch braune Fleckchen auf den Einzelschildern etwas dunkler erscheinend. Auch auf der übrigen Oberseite tragen die Schilder in verschiedenem Ausmaße dunkelbraune Fleckchen, die meist an der Schuppenbasis beginnen und dem Kiel folgen, so daß eine undeutliche Zeichnung zustandekommt, aus der eine Anordnung zu dunkleren, leicht gebogenen, hinten nur schwach hellgesäumten Bändern zu erkennen ist. An den Flanken stehen dunkelbraune Querbarren, die nur in der Rumpfmitte durch einige hellere, in senkrechten Reihen stehende Schüppchen getrennt sind, sonst aber miteinander verschmelzen. Oberseite der Extremitäten mit unregelmäßig verstreuten dunkleren Fleckchen. Auf der Schwanzwurzel ist eine undeutlich ausgeprägte, aus Stricheln zusammengesetzte Längslinie zu erkennen. Schwanz mit dunkelbraunen, zu unregelmäßigen Wirteln angeordneten Flecken, der regenerierte Teil mit zwei dunklen Längsstrichen.

Unterseite hellolivgrau, mit blaßblaugrauer Längsstrichelung auf der Kehle und Wölkung auf Bauch und Brust.

Variabilität: In der Pholidosis ist die Variabilität gering. Die Schilder der vorderen Kopfregion sind immer stark aufgeteilt, die Temporalia sind meist nur sehr schwach und immer nur stumpf gekielt, Aurikularschüppchen nur äußerst selten vorhanden. Schuppen um die Rumpfmitte 74-78-83, auf Kopflänge 19-21-22.

Auch die Färbung und Zeichnung ist bei den vorliegenden Exemplaren überraschend einheitlich. Die Abweichungen beziehen sich lediglich auf eine mehr oder weniger deutliche Neigung zu Querbänderung, die entweder fast ganz zurücktreten oder aber ziemlich klar ausgeprägt sein kann, wobei die gebogten Binden nur eine oder auch mehrere Schuppen breit sein können. Die hellen Säume an den Hinterrändern der Bogenflecken treten nur bei wenigen Exemplaren und auch dann nur schwach auf. Die Strichelung der Kehle und die dunkelblaugraue Wölkung der übrigen Unterseite kann so dicht sein, daß von der hellen Grundfarbe nur noch wenige helle miteinander verflochtene Schnörkellinien übrigbleiben.

Maße:

Nr	Kopfrumpflänge	Schwanzlänge	Kopflänge	Kopfbreite	Kopfhöhe	Vorderbein	Hinterbein	Fuß	
206/47 ♂	87	(137)	21	17	12,5	33	53	25	Typus
207/47 a ♀	90	(127)	20	18	12	31	54	24	Paratypoide
b ♀	84	135	19	16	12	31	56	26	Paratypoide
c ♀	85	151	20	16	12	30	57	26	Paratypoide

Liolaemus lorenzmülleri n. sp.

Tafel XII, Figur 26, 27

Terra typica: „Nueva Elqui, 2300 m, Nordchile".

Vorliegendes Material: 8 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
208/1947 Typus	1 ♂ erw.	Nueva Elqui 2300 m	5. 1. 32	Schröder
108/1947 Paratypoid	1 ♂ erw.	Nueva Elqui 2300 m	5. 1. 32	Schröder
109/1947 a—e Paratypoide	3 ♂♂ hlbw. 2 ♀♀ erw.	Nueva Elqui 2300 m	5. 1. 32	Schröder
110/1947 Paratypoid	1 ♂ erw.	Rio Seco 3200 m	6. 1. 32	Schröder

Aus höheren Lagen des „Kleinen Nordens", dem Tale des Rio Elqui, brachte Herr Schröder eine Reihe von Exemplaren mit, die habituell sowie in der Ausbildung des Schuppenkleides etwa zwischen *L. altissimus* und *L. leopardinus* einzuordnen sind. Leider liegt mir nur dieses Material von einem einzigen Querschnitt durch die Kordillere, etwa in der Breite von Coquimbo vor, so daß eine Einordnung in diese beiden Rassenkreise außerordentlich erschwert ist. Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß wir in dieser Art vielleicht den Nachfolger einer Ausgangsform für beide Rassenkreise vor uns haben, aus der sich der eine Rassenkreis auf diese, der andere auf jene Merkmale spezialisierte. Eine Aufklärung kann erst dann gewonnen werden, wenn uns Stichproben aus dem reichlich drei Breitengrade umfassenden Zwischenstück der Hochkordillere etwa zwischen Santiago und Coquimbo vorliegen.

Ich benenne diese Art nach meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Lorenz Müller.

Diagnose: Eine mittelgroße Art der Gattung *Liolaemus*, die sich durch ziemlich breite, nur schwach gekielte Rückenschuppen, durch nur wenig verkleinerte Seitenschuppen, durch granuläre Halsseitenschuppen und durch eine relativ geringe Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte auszeichnet. Temporalschuppen nur schwach oder kaum gekielt, drei bis vier Analporen. Auf hellbrauner Grundfarbe dunkelbraune Spritzflecke, die sich bei jüngeren Tieren zu nur schwach erkenntlichen Querbändern oder Vertebrallinien anordnen können.

Beziehungen: Die neue Art steht habituell und in ihrer Pholidosis zwischen *Liolaemus altissimus* und *L. leopardinus*. *Altissimus* hat in seiner nördlichsten Rasse eine etwas geringere Schuppenzahl um die Rumpfmitte (Durchschnitt 51), *leopardinus* eine größere (78), in der Gestalt und Größe ähneln die Rückenschuppen von *lorenzmülleri* mehr denen von *leopardinus*, die granuläre Beschuppung der Halsseiten sowie die höhere Zahl der Analporen weisen ebenfalls auf *leopardinus*. In der Neigung zur Ausbildung

einer Spritzfleckung nach Art einer Pfeffer-Salz-Zeichnung ähnelt die neue Art dagegen eher *L. altissimus.*

Beschreibung: Typus, ♂ erw., Zoologische Staatssammlung München Herp. Nr. 208/1947. Nueva Elqui, 2300 m. Habitus nicht ganz so gedrungen wie die leopardinus-Rassen aus der Santiaguiner Umgebung, etwas kleiner.

Rostrale knapp zweimal so breit wie hoch. In der Mitte der vorderen Kopfregion ein unpaares Schild, das von vier paarigen umstellt ist. Frontale durch zwei quergeteilte Schilder und ein winziges Schildchen vom Interparietale getrennt, das kleiner ist als die Parietalia. Jederseits vier vergrößerte Supraocularia, das zweite von vorn ist das größte. Temporalia mit sehr stumpfem Kiel. Vorderrand der Ohröffnung rechts mit zwei kleinen, links ohne Aurikularschüppchen. Halsseiten stark gefaltet, die Schuppen granulär und viel kleiner als die gekielten Schuppen des Nackens.

Rückenschuppen etwa so lang wie breit, geschindelt, deutlich gekielt, ohne Dorn. Seitenschuppen nur wenig an Größe, rasch aber an Stärke der Kielung abnehmend. Bauchschuppen geschindelt, glatt, etwas breiter als lang, kürzer als die Rückenschuppen. Schuppen der Oberseite der Ober- und Unterschenkel ähnlich denen des Rückens, scharf gekielt. Hinterseite der Oberschenkel einförmig granulär. Schuppen der Schwanzoberseite hinter der Schwanzwurzel rhombisch, mit diagonal durchlaufendem Kiel, nur schwach geschindelt. Schuppen der Schwanzunterseite von ähnlicher Gestalt, zunächst ungekielt, nach dem Schwanzende zu gekielt, die Kielung nimmt in der Richtung zum Schwanzende zu.

54 Schuppen um die Rumpfmitte, 15 Schuppen kommen auf Kopflänge, in Rückenmitte gemessen, drei Analporen. Länge des Hinterbeins gleich der Entfernung von den Weichen bis knapp hinter die Ohröffnung. Schwanz regeneriert.

Grundfarbe hellbraun, Pileus etwas heller, mit einigen dunkelbraunen Fleckchen. Die übrige Oberseite mit Ausnahme der Extremitäten und des Schwanzes ist mit kleinen dunkelbraunen Fleckchen überstreut, die dadurch entstehen, daß die Basis der Schuppe sich zu verdunkeln beginnt. Da diese Verdunkelung, die verschiedenweit geht, alle Schuppen betrifft, entsteht eine Art von Pfeffer-Salz-Zeichnung. Nur auf dem Nacken sind Andeutungen einiger Längsstriche zu erkennen. Auf der Oberseite der Extremitäten sind nicht alle Schuppen gleichmäßig verdunkelt, so daß hier eine unregelmäßige Fleckung und Bänderung entsteht.

Unterseite hellgelblich braun, auf der Kehle etwas dunklere Wölkung, auf Brust und Bauch einige dunkle Strichelfleckchen, die sich in der Mittellinie als Längsstrich, auf den Seiten als unregelmäßige Querstrichel anordnen. Analpartie und Schwanzunterseite zeichnungslos.

Variabilität: In der Anordnung der Kopfschilder auf der vorderen Kopfregion umstehen vier paarige ziemlich regelmäßig gebildete Schilder eins bis drei unpaare, wobei sich in der Mehrzahl der Fälle nur ein unpaares findet. Das Frontale ist meist ungeteilt und durch ein Schilderpaar vom meist ziemlich kleinen Interparietale getrennt. Die Temporalschilder

sind in der Regel so gut wie ungekielt, die Schuppen der Halsseiten verlieren rasch an Größe und sind zuweilen fast granulär. Die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte schwankt zwischen 54 und 61 (Durchschnitt 60), die Zahl der Schuppen auf Kopflänge, in Rückenmitte gemessen, zwischen 13 und 16. Die Seitenschuppen sind oft deutlich kleiner als die Rücken- und Bauchschuppen. Drei bis vier Analporen.

Färbung und Zeichnung variieren nur wenig. Die Paratypoide sind durch das Verpackungsmaterial blaugrün verfärbt, bei einigen Exemplaren haben vor allem die Schwänze eine dunkelblaugrüne Farbe angenommen. Die Grundfarbe dieser Tiere ähnelte sicher der des Typus. Die Zeichnung beruht ständig auf dem gleichen Prinzip: die Basis der Schuppen ist dunkelbraun getönt, durch Ausbreitung der dunklen Tönung auf bestimmte Schuppenreihen können Andeutungen einer Längs- oder Querstreifung oder beider zugleich entstehen. Diese Streifungen oder Bänderungen sind aber nur immer schwach ausgeprägt. Meist kommt nur eine einfache Pfeffer-Salz-Zeichnung zustande. Der Bauch ist bei allen Exemplaren mit dunklen Spritzflecken oder kurzen Schnörkeln gezeichnet.

Das rund 1000 m höher gefangene Männchen vom Rio Seco ähnelt sehr stark dem erwachsenen Männchen von Nueva Elqui (108/1947), ihm fehlt lediglich die dunkle Medianlinie auf dem Bauch, und die Schnörkelflecke sind hier mehr als Querbänder ausgeprägt.

Maße:

Nr.	Kopfrumpflänge	Schwanzlänge	Kopflänge	Kopfbreite	Kopfhöhe	Vorderbein	Hinterbein	Fuß	
208/47	79	(105)	19	16,5	11,5	28	50	25	Typus
108/47	75	151	17,5	16	11,5	31	50	25	Paratypoide
109/47 d	57	(83)	12,5	11	9,5	22	38	14	Paratypoide
110/47	67	125	15,5	14	10	27	43	22	Paratypoide

Liolaemus monticola chillanensis Müller und Hellmich

Terra typica: „Termas de Chillan, 1700 m".

Liolaemus monticola chillanensis Müller und Hellmich, 1932, Zool. Anz. 99, S. 183, Figur 2. Hellmich, 1934, Abh. N. F. H. 24, S. 92, Tafel II, Figur 7.

Vorliegendes Material: 10 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
198/1947 a—k	3 ♂♂ erw. 7 ♂♂ hlbw. Ex. 1 Jungtier	Volcán Chillan ca. 2200 m	15. 2. 33	Matthei

Die von Matthei am Chillan gesammelten Exemplare sind leider nicht sehr gut erhalten, sie lagen offenbar in Formalin und erscheinen stark geschwärzt. Sie ordnen sich völlig in die früher besprochene Variabilität ein (Hellmich 1934). Die Schilder der vorderen Kopfregion sind teils regelmäßig, teils unregelmäßig angeordnet, das Frontale teils geteilt, teils ungeteilt. Die Temporalschuppen sind immer glatt, Aurikularschüppchen fehlen.

Der Unterschied in der Kielung der Rückenschuppen zwischen ♂♂ und ♀♀ ist auch hier deutlich. Die Seitenschuppen sind in der Seitenmitte oft außerordentlich klein, zuweilen fast granulär. Schuppen um die Rumpfmitte 80-84-90. Die Analschuppen sind nur außerordentlich schwer sichtbar. Soweit sich die Zeichnung noch erkennen läßt, besteht sie aus einem dunklen, nach oben welligen Temporalband und aus verstreuten Flecken auf dem Rücken, die nur bei einem halbwüchsigen Tiere als Längsstrichel, bei den anderen Exemplaren — falls überhaupt vorhanden — jedoch als rundliche, unregelmäßig verstreute Fleckchen ausgebildet sind. Nur bei wenigen Exemplaren sind hellbläulichgrünliche Flecke zu erkennen. Die Unterseite erscheint bei den meisten Tieren dunkelblaugrau, nur bei wenigen Exemplaren sind Andeutungen von Strichelflecken zu erkennen.

Zweifellos liegt in *L. m. chillanensis* eine ziemlich stark von der Nominatform abgeänderte Rasse vor, wobei sich die Unterschiede auf eine Reihe von Merkmalen beziehen. Der Sprung ist ziemlich groß und wird durch die Ausweitung des Verbreitungsgebietes der Nominatform (s. u.) räumlich noch ziemlich eingeengt. Es wäre auch vom Standpunkt der Evolution außerordentlich interessant, Belegstücke aus dem zwischen der Kordillere von Curicó und dem Volcán Chillan gelegenen Andengebiet zu erhalten — etwa vom Descabezado oder Volcán San Pedro —, um zu überprüfen, ob es sich um eine kontinuierlich beginnende oder um eine plötzlich einsetzende sprunghafte Variation handelt. Das zweifellos zu *L. monticola* gehörende Exemplar, das Herr Prof. Dr. W. Goetsch vom argentinischen Volcán Copahue mitbrachte, ist leider ein Unicum, so daß sich über seine Stellung innerhalb des Rassenkreises nicht viel aussagen läßt. Habituell scheint es der nördlichen Form, in der Pholidosis der *chillanensis*-Rasse näher zu stehen, darüber hinaus zeigt es aber auch ihm eigentümliche Merkmale, die vor allem auf einer offenbar stärkeren Neigung zum Melanismus beruhen.

Maße:

Nr.	Kopfrumpflänge	Schwanzlänge	Kopflänge	Kopfbreite	Kopfhöhe	Vorderbein	Hinterbein	Fuß
198/47 a ♂	79	(88)	20,5	17	12,5	29	45	25
198/47 b ♂	76	115	19,5	16,5	12	30	44	22

Liolaemus monticola monticola Müller und Hellmich

Terra typica: „Tal des Rio de San Francisco, ca. 1700 m (Mittelchile)".

Liolaemus monticola monticola Müller und Hellmich, 1932, Zool. Anz. 99, S. 177, Fig. 1. Hellmich, 1934, Abh. N. F. Heft 24, S. 87, Taf. II, Fig. 6.

Vorliegendes Material: 4 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
197/1947	1 ♀ erw.	Los Queñes	22. 1. 33	Schröder
	2 ♀♀ erw. 1 ♀ hlbw.	„Los Cipreses", Rio Teno-Tal 900—1400 m	24. 1. 33	Schröder

Aus der Kordillere von Curicó liegen vier weibliche Exemplare vor, die sich im Schuppenkleid wie in der Färbung in das Variationsbild der Santiaguiner Exemplare einordnen. Der Kopf ist meist sehr regelmäßig beschildert, die einzelnen Schilder sind ziemlich groß. In der vorderen Kopfregion sind meist vier paarige Schilder um zwei unpaare angeordnet, das Frontale ist meist groß und ungeteilt, drei deutliche vergrößerte Supraocularia. Die Temporalschuppen tragen zwei deutliche, oft aber nur sehr stumpfe Kiele, zum Teil bis zu drei Kielen auf einem Schild. Ein kleines Tympanicum, die Zahl der Aurikularschüppchen, die meist eng zusammenstehen, schwankt zwischen 0 bis 3, zuweilen bei völlig verschiedener Ausprägung auf beiden Seiten. 62-**63**-66 Schuppen um die Rumpfmitte.

Die Grundfärbung ist hellbräunlich bis olivgrau, die schwärzlich braunen Flecke der Flanken sind mehr oder weniger stark ausgeprägt und zum Teil bandartig miteinander verschmolzen, die hellgrünlichgelben Spritzfleckchen häufen sich vor allem auf den Flanken. Unterseite hellgelblichgrau, nur auf Kinn und Kehle Andeutungen einer blaßgrauen Strichfleckung.

Mit der Auffindung dieser Exemplare erweitert sich das Verbreitungsgebiet der Nominatform von *L. monticola*, die bisher nur aus der Kordillere von Santiago bekannt war, ganz bedeutend. Besonders interessant ist der Umstand, daß die Angehörigen dieser Art hier, rund zwei Breitengrade südlicher, noch völlig identisch mit der Nominatform zu sein scheinen, während Artangehörige, die vom Chillan stammen — der wiederum zwei Breitengrade südlicher liegt — bereits eine besonders gut charakterisierte geographische Rasse darstellen *(m. chillanensis)*. Nach Martin (1923, S. 115) ist der Mataquito, dessen nördlichen Quellfluß der Rio Teno bildet, der südlichste Fluß Chiles, der noch große sommerliche Anschwellungen aufweist und damit einen Klimacharakter anzeigt, wie er für die Kordillere von Santiago und damit für die Strauchsteppenregion typisch ist, während die Umgebung des Chillan bereits in das wesentlich feuchtere Gebiet der Urwaldregion gehört (vergl. Hellmich, 1933, S. 215).

Maße:

Nr.	Kopfrumpflänge	Schwanzlänge	Kopflänge	Kopfbreite	Kopfhöhe	Vorderbein	Hinterbein	Fuß
197/47 a ♀	62	(74)	14	11	8,5	20	35	17
197/47 b ♀	55	88	12	10,5	8	14	34	17

Liolaemus monticola villaricensis Müller und Hellmich

Terra typica: „Volcán Villarica, 1400 m, Südchile".

Liolaemus monticola villaricensis Müller und Hellmich, 1932, Zool. Anz. 99, S. 189, Abb. 3. Hellmich, 1934, Abh. S. 94, Taf. II, Fig. 8. 1938, Zool. Anz. 124, S. 246.

Vorliegendes Material: 17 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
95/1933 a—g	4 ♀♀ erw., 1 ♀ hlbw.	Lavafelsen am Villarica, 1000 m	10. 1. 32	Schröder
	2 ♀♀ hlbw.	1200 m	10. 2. 32	Schröder
96/1933 a—k	4 ♀♀ erw. 6 ♀♀ hlbw.	Volcán Villarica, 1400 m	10. 2. 32	Schröder

Die Vergrößerung unsres Materials dieser bisher als südlichste Rasse bekannten *monticola*-Form war besonders willkommen, da sie eine Überprüfung der am Originalmaterial (7 Exemplare) festgestellten Rassenmerkmale erlaubte. Die Variabilität wurde bereits an anderer Stelle (Hellmich, 1938) ausführlich besprochen. Die in gleicher Weise wie bei *L. altissimus araucaniensis* vorgefundene Erhöhung der Schuppenzahl bestätigte sich auch hier, ihre Zahl erhöhte sich sogar noch beträchtlich (Hellmich 1934: 82 bis 89, 1938: 85-88-95). Die hier ebenfalls sich einstellende Verdunkelung des Gesamtkolorits kommt im wesentlichen durch einen Nigrismus zustande.

Liolaemus nigromaculatus atacamensis Müller und Hellmich

Terra typica: „Atacama, nordöstlich von Copiapó"

Liolaemus nigromaculatus atacamensis Müller und Hellmich, 1933, Zool. Anz. 103 S. 129, Fig. 1, 2. Hellmich, 1934, Abh. N. F. 24, S. 50, Taf. I, Fig. 12, 13.

Vorliegendes Material: 18 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
113/1947 a—b	1 ♂ erw. 1 ♀ erw.	Vicuña, Elqui-Tal, 700 m	7. 1. 33	Schröder
186/1947 a—c	1 ♀ erw. 2 junge Ex.	Vicuña, Elqui-Tal, 700 m	7. 1. 33	Schröder
187/1947 a—n	8 ♂♂ erw. 5 ♀♀ erw.	La Serena 150 m	27. 12. 32 b. 11. 1. 33	Schröder

Die erwachsenen Exemplare von Vicuña stimmen völlig mit den bisher beschriebenen Tieren dieser besonders schönen *nigromaculatus*-Rasse überein. Das Frontale ist bei allen drei Exemplaren langgestreckt und durch eine Schilderreihe vom Interparietale getrennt. Die Kopfbeschilderung macht einen außerordentlich regelmäßigen Eindruck. Das ♂ hat 53, das erste ♀ 54, das zweite 48 Schuppen um die Rumpfmitte, 14 bzw. 15 Schuppen kommen auf Kopflänge in Rückenmitte gemessen. Drei Analporen. Auch der für *atacamensis* charakteristische Sexualunterschied im Farbenkleid kommt deutlich zum Ausdruck. Das ♂ zeigt auf der Oberseite die schönen blauen Spritzflecke, außerdem eine Spur der ursprünglichen Querbänderung, wie sie für junge ♂♂ noch typisch ist. Die Weibchen tragen auf den Rücken und Seiten vier parallele Reihen dunkelbrauner, nach hinten mehr oder weniger ausgezackter Bogenflecken, die sich bei einem ♀ nach vorn in dunkle Längslinien fortsetzen und hinten hellgesäumt sind. Die helle Unterseite ist bei beiden Tieren zeichnungslos.

Da uns bei der Originalbeschreibung nur erwachsene Tiere vorlagen, lasse ich die Beschreibung der wesentlichsten Merkmale der beiden Jungtiere folgen. Eines der beiden ist männlichen Geschlechts (Kopfrumpf-Länge 35 mm, Schwanzlänge 59 mm). Die Kopfbeschilderung ist sehr regelmäßig ausgebildet. In der Mitte der vorderen Kopfregion stehen zwei unpaare Schilder, die links von vier, rechts von fünf Schildern umstellt sind. Auch hier ist das Frontale sehr langgestreckt, zwei kleine Schilder trennen es vom Interparietale. Links drei, rechts zwei Aurikularschüppchen, jederseits ein deutliches Tympanicum. 53 Schuppen um die Rumpfmitte. Rückenschuppen deutlich gekielt, ohne Dorn, Seitenschuppen nur wenig kleiner als Rückenschuppen, drei Analporen.

Grundfärbung der Oberseite hellgrau. Vom Hals bis zur Schwanzwurzel verlaufen über den Rücken zehn rötlichbraune, nach hinten ausgezackte Querbänder, die auf der Rückenmitte durch eine helle Zone in der Tönung der Grundfärbung, im Bereich der Supraciliarstreifen durch weißliche Tropfenflecke unterbrochen sind. Die letzteren sowie eine Reihe hellerer Flecke unterhalb des Temporalbandes erwecken den Eindruck einer hellen Längsstreifung. In der Maxillarbandregion stehen dunkelgraue Bogenflecke (Öffnung des Bogens nach unten). Unterseite hellweißlichgrau, auf den Kehlseiten schwach angedeutete Längsstrichel.

Das kleinere Jungtier (Kopfrumpf-Länge 28 mm, Schwanzlänge 47 mm) mit regelmäßiger Kopfbeschilderung, mit 53 Schuppen um die Rumpfmitte, offenbar weiblichen Geschlechts, zeigt die für erwachsene Weibchen typische Zeichnung. Die dunklen nach hinten ausgezackten Flecke setzen sich aus einem dunkleren braunschwarzen hinteren Teil und einem helleren rotbraunen vorderen Teil zusammen. Auch hier entsteht durch Aussparung in der Occipital-, Supraciliar- und Temporalregion der Eindruck einer hellen Längsstreifung.

Der für *L. nigromaculatus atacamensis* charakteristische Sexualunterschied stellt sich somit erst mit fortschreitendem Alter ein, während sich die Jungtiere männlichen und weiblichen Geschlechts noch völlig gleichen.

Die von La Serena stammenden Exemplare sind ziemlich einheitlich. Die Zahlen der Schuppen um die Rumpfmitte liegen bei den ♂♂ bei 50-**51**-54, bei den ♀♀ bei 48-**49**-51. Sowohl die Männchen wie die Weibchen zeigen durchschnittlich das für erwachsene Tiere typische Farbenkleid.

Liolaemus nigromaculatus kuhlmanni Müller und Hellmich

Terra typica: „Jahuel bei Los Andes"

Liolaemus nigromaculatus kuhlmanni Müller und Hellmich, 1933, Zool. Anz. 103, S. 139, Fig. 5. Hellmich, 1934, Abh. N. F. 24, S. 60, Taf. I, Fig. 17.

Vorliegendes Material: 10 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
181/1947 a—h	2 ♂♂ hlbw.	Coquimbo	30. 12. 33	Schröder
	1 ♂ erw.	La Serena, 150 m	27. 12. 32	
	1 ♂ hlbw.	„ „ „ „	23. 12. 32	

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
181/1947 a—h	1 ♀ hlbw. 3 ♀♀ hblw.	La Serena, 150 m „ „ „ „	27. 12. 32 11. 1. 33	Schröder
217/1947 a—b	1 ♂ erw. 1 ♀ erw.	La Serena, 150 m	28. 12. 32 b. 11. 1. 33	Schröder

Bei den vorliegenden Exemplaren ist die Beschilderung des Kopfes sehr regelmäßig ausgebildet, die Schuppen der Temporalregion sind kaum und nur in der oberen Hälfte gekielt, die Aurikularschüppchen, meist drei an der Zahl, sind gut ausgeprägt, zum Teil neigen sie zu einer Verschmelzung, so daß eine zweite, dem Tympanicum ähnliche Schuppe entsteht. Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte 48-**49**-51, auf Kopflänge in Rückenmitte gemessen 10-**12**-14.

Das erwachsene ♂ von La Serena (181/47c) ähnelt den von *L. n. zapallarensis* beschriebenen ♀♀; es zeigt zwei deutliche Supraciliarstreifen, die Grundfarbe wird durch ein dunkleres Braun verdrängt, das in der Körpermitte am dunkelsten ist. Die übrigen Tiere zeigen durchschnittlich ein hellbraunes Kolorit. Bei allen Exemplaren sind die Supraciliarstreifen deutlich ausgeprägt, sie entstehen dadurch, daß in dieser Region die Schuppen nicht verdunkelt sind. Die Verdunkelung der übrigen Schuppen geht von der Schilderbasis aus und führt je nach der Stärke der Ausdehnung zu einer mehr oder weniger deutlichen Querbänderung. Zum Teil sind die Querbarren hinten hellgesäumt. Bei drei Tieren ist ein dunkler Mittelstrich angedeutet.

Liolaemus nigromaculatus zapallarensis Müller und Hellmich

Terra typica: „Zapallar"

Liolaemus nigromaculatus zapallarensis Goetsch, 1933, Forsch. u. Fortsch., S. 66, (n. n.), Müller und Hellmich, 1933, Zool. Anz. 103, S. 137, Fig 4.

Vorliegendes Material: 4 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
180/1947 a—c	1 ♂ erw.	Coquimbo (Hafen-Felsen)	9. 1. 33	Schröder
	1 ♀ erw.	La Serena	8. 12. 32	Schröder
	1 ♀ erw.	La Serena	30. 12. 32	Schröder
181/1947	1 ♂ erw.	Zapallar	15. 4. 33	Behn

In dem Exemplar von der Terra typica liegt ein typisches, sehr großes ♂ vor. Die Schilder der Frontoparietalregion sind bei ihm etwas unregelmäßig gestaltet. Am Vorderrand der Ohröffnung stehen drei große spitzige Aurikularschüppchen und ein mittelgroßes Tympanicum. 51 Schuppen um die Rumpfmitte, 12 Schuppen auf Kopflänge in Rückenmitte. Die im Alkohol hellbläuliche Grundfärbung ist auf der Oberseite durch ein tiefes Blau-

schwarz bis auf kleine Spritzfleckchen verdrängt. Auf der Unterseite verlaufen über Kehle und Brust kurze blauschwarze Längsstrichel. Ein großer Teil der Bauchschuppen, vor allem an den Flanken und der hinteren Bauchhälfte trägt an der Basis einen dunklen Fleck. Die Unterseite des Schwanzes ist gelblich getönt.

Das von den Strandfelsen Coquimbos stammende ♂ ist etwas kleiner und zeichnet sich durch helle, etwa zwei Schuppen breite Supraciliarstreifen aus. Die Grundfärbung ist grünlich. 52 Schuppen um die Rumpfmitte, 14 Schuppen auf Kopflänge in Rückenmitte.

Bei den Weibchen fehlt leider eine nähere Biotopangabe. Sie sind noch weniger typisch als das eben erwähnte ♂ von Coquimbo. Ihre Grundfarbe ist hellgrünlichbraun, die Supraciliarstreifen sind sehr breit und kräftig herausgehoben, die dunkle Farbkomponente besteht nicht mehr aus schwarz, sondern einem Braun, das schon stark der Grundfarbe der benachbarten Rasse *kuhlmanni* ähnelt. Offenbar sind beide Rassen durch eine gleitende Variabilität verbunden, wobei nur die im typischen Lebensraum (Strandfelsen) vorkommenden Exemplare — und da besonders die erwachsenen ♂♂ — die Rassenmerkmale von *L. n. zapallarensis* zeigen.

Bei den beiden ♀♀ beträgt die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte 47 bzw. 51, die Zahl der Schuppen auf Kopflänge in Rückenmitte 10 bzw. 12. Die zwei bis drei spitzigen Aurikularschüppchen und das Tympanicum sind deutlich ausgeprägt. Bei allen vorliegenden Exemplaren sind nur die Schuppen der oberen Hälfte der Temporalregion schwach gekielt.

Maße:

Nr.	Kopfrumpflänge	Schwanzlänge	Kopflänge	Kopfbreite	Kopfhöhe	Vorderbein	Hinterbein	Fuß
181/47 ♂ erw.	97	127	23	20	16	32	54	26
180/47 a ♂ erw.	84	(—)	22	19	15	31	53	24

Liolaemus nigroviridis campanae n. ssp.

Terra typica: „Campana, Küstenkordillere von Valparaiso, 1800 m, Chile".

Vorliegendes Material: 14 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
195/1947 (Typus)	1 ♂ erw.	Campana, 1800 m	24. 4. 33	Schröder
196/1947 a—k (Paratypoide)	3 ♂♂ erw.	„ „	24. 4. 33	„
	1 ♂ hlbw.	„ „	24. 4. 33	„
	2 ♀♀ erw.	„ „	24. 4. 33	„
	4 ♀♀ hlbw.	„ „	24. 4. 33	„
194/1947 a—c Paratypoide)	1 ♂ erw.	Vizcacha,	24 4. 33	„
	1 ♀ erw.	2000 m	24. 4. 33	„
	1 hlbw. Tier		24. 4. 33	„

Diagnose: Eine mittelgroße Form von *L. nigroviridis*, mit etwas erhöhter Schuppenzahl um die Rumpfmitte und nur sehr schwach gekielten Temporalschuppen.

Beziehungen: Mit der Auffindung von *L. nigroviridis* an der Campana ist W. Schröder erstmalig ein Nachweis einer hochandinen Eidechse in der Küstenkordillere geglückt. Diese Form, die in ihrer Färbung und Zeichnung sowie im allgemeinen Charakter der Pholidose mit der Nominatform einigermaßen übereinstimmt, steht in ihren Größenausmaßen zwischen den beiden bisher bekannten Rassen von *L. nigroviridis*. Bei einem Vergleich der Größen und der Schuppenzahlen bei allen drei Rassen erhalten wir folgende Werte:

Größe	♂♂	71-**76**-80	68-**69**-70	55-**62**-67
	♀♀	61-**63**-67	**60**	50-**55**-60
		L. n. nigroviridis	*L. n. campanae*	*L. n. minor*
Schuppen um die	♂♂	53-**60**-65	62-**65**-68	58-**60**-62
Rumpfmitte	♀♀	57-**59**-63	63-**64**-65	57-**61**-65

Die neue Rasse hat also die durchschnittlich höchste Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte.

Beschreibung: 195/1947, ♂ erwachsen (Typus). Mittelgroß, Habitus ziemlich schlank, Kopf breiter als Hals.

Nasenloch im hinteren Teile des Nasenschildes gelegen, nur ganz schwach nach aufwärts gerichtet. Kopfschuppen glatt. Auf das Rostrale folgen fünf paarige Schilder, die ein größeres mittleres unpaares und ein winzig kleines hinteres unpaares Schildchen umstehen. Frontale quer geteilt, durch ein Schilderpaar vom Interparietale getrennt, das kleiner ist als die Parietalia, drei bis vier vergrößerte Supraocularia. Suboculare durch ein Schilderpaar vom Interparietale getrennt. Temporalia deutlich geschindelt, ziemlich groß, nur etwa zur Hälfte gekielt, der Kiel erhebt sich meist nur als stumpfer Kamm über die Schuppe. Ein geteiltes Tympanicum, zwei nur schwach vergrößerte Aurikularschüppchen. Auf dem Halse eine nach vorn gegabelte sehr deutliche Längsfalte. Schuppen der Halsseiten kleiner als die des Nackens, geschindelt, glatt und in der obersten Halspartie schwach gekielt.

Rückenschuppen ziemlich groß, schmal elliptisch, zugespitzt, scharf gekielt, aber ohne Dorn. Die Kiele der Schuppen bilden nur schwach konvergierende Reihen. Seitenschuppen nur wenig kleiner als Rückenschuppen, etwas weniger schlank. Bauchschuppen kaum kleiner als Rückenschuppen, aber breit verrundet und glatt. Schuppen der Tibia etwas breiter als Rückenschuppen, scharf gekielt, mit kurzem scharfem Dorn. Hinterseite des Oberschenkels gleichmäßig granulär. Schuppen der Oberseite des Schwanzes verschoben rechteckig, mit scharfem Kiel und kurzem Dorn. Schuppen der Schwanzunterseite etwas schmaler als die der Oberseite, mit schwach verrundeter Spitze, ohne Kiel und Dorn.

63 Schuppen um die Rumpfmitte, 16 Schuppen kommen auf Kopflänge, in Rückenmitte gemessen. Vier Analporen. Länge der Hinterextremität gleich der Entfernung von den Weichen bis etwa zur Halsmitte. Schwanz regeneriert.

Kopfoberseite hellbräunlich, mit dunkelbraunschwarzen Flecken. Die gesamte Oberseite ist mit schwarzen Flecken überdeckt, die wie Verlängerungen der schwarzen Barrenflecke auf den Flanken erscheinen und voneinander durch hellgrünliche Spritzfleckchen getrennt sind. Im vorderen Teil des Rückens eine schwarze Mittellinie, die in der hinteren Rückenhälfte nur noch schwach erkennbar ist. Die schwarzen Barrenflecke der Flanken setzen sich — zum Teil aufgegabelt — auf die Bauchseiten fort, wo sie — in einzelne Fleckchen aufgelöst — wieder nach vorn umbiegen und so teilweise den Anschluß an die Längsstrichel der Kehle gewinnen. Grundfarbe der Unterseite blaugrau. Oberseite der Extremitäten mit schwarzen Barrenflecken. Die etwas unregelmäßigen Flecke der Schwanzoberseite ordnen sich auf den Seiten und der Schwanzunterseite zu dunklen, teilweise unterbrochenen Ringen an. Regenerierter Schwanz oben und auf den Seiten mit schwarzbraunen Längslinien.

Variabilität: Die Beschilderung der vorderen Kopfregion ist hier ziemlich regelmäßig. In der Mitte der vorderen Kopfregion stehen zuweilen eins bis fünf unpaare Schildchen, um die meist vier paarige Schilder angeordnet sind. Interparietale immer kleiner als Parietalia. Kielung der Temporalschuppen meist nur sehr gering ausgeprägt.

Bei den übrigen erwachsenen Männchen neigen die dunklen Flecke der Oberseite ebenfalls zu einer Anordnung in Querbänder, die miteinander anastomosieren. Ein ♂ zeigt eine schwarze Mittellinie, die kaum unterbrochen vom Kopfende bis über die Schwanzwurzel hinwegzieht. Auch bei einigen Weibchen sind die dunklen Flecke der Oberseite zu deutlichen, zum Teil ausgebogten, gerade oder schräg verlaufenden Querbändern angeordnet, die zum Teil hinten hellgesäumt sind; bei einem Weibchen ist die bräunliche Oberseite fast fleckenfrei. Sowohl bei quergebänderten wie auch längsgestrichelten Tieren kann eine schmale Vertebrallinie ausgeprägt sein. Die Seiten sind meist mit deutlichen Barrenflecken bedeckt, die zuweilen ein umgekehrtes U darstellen und deren freie Schenkel sich in Einzelfleckchen auflösen, die fast bis zur Bauchmitte reichen.

Bei dem erwachsenen ♀ von Vizcacha (KR-Länge 64 mm, 61 Schuppen um die Rumpfmitte) ist der braunoliv getönte Rücken nur von sehr wenigen dunklen Fleckchen besetzt, die dunklen Flecke der Seitenzonen ordnen sich zu Querbarren an, die nach rückwärts immer kleiner werden und in den Weichen fast verschwinden. Das halbwüchsige Exemplar von Vizcacha zeigt bereits sehr deutlich die Ausbildung hellgrüner Fleckchen, die sich an den Flanken zu hellen, die Querbarren trennenden Linien anordnen.

Maße:

Nr.	Kopfrumpflänge	Schwanzlänge	Kopflänge	Kopfbreite	Kopfhöhe	Vorderbein	Hinterbein	Fuß
195/1947 ♂ erw. (Typus)	68	(108)	17	14	9,5	23	39	19
196/1947e ♀ erw.	66	(95)	15	12	8	21	33	17

Liolaemus nigroviridis minor Müller und Hellmich

Terra typica: „El Volcán (Hochtal in der Nähe von Santiago de Chile)"

Liolaemus nigroviridis minor Müller und Hellmich, 1932, Zool. Anz. 97, S. 326, Fig. a—b. Hellmich, 1934, Abh. N. F. 24, S. 66, Taf. I, Fig. 19, 20.

Vorliegendes Material: 14 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
189/1947 a—i	7 ♂♂ erw. 1 ♂ hlbw.	Lo Valdés (Volcán-Tal bei Santiago), 2000—2300 m	10. bis 13. 3. 33	Grandjot, Schröder
190/1947 a—f	3 ♀♀ erw. 3 ♀♀ hlbw.	Lo Valdés (Volcán-Tal bei Santiago), 2000—2300 m	10. bis 13. 3. 33	Schröder

Von *L. nigroviridis* beschrieben wir eine kleinere Rasse *(minor)*, deren Verbreitungsgebiet wir als eng begrenzt angaben. Die von den Herren Grandjot und Schröder bei Lo Valdés gesammelten Exemplare bilden eine sehr erfreuliche Ergänzung zu dem Material, das uns zur Beschreibung vorlag; sie bestätigen die Berechtigung der Abtrennung dieser Form. Wenn auch zwei der erwachsenen Männchen eine etwas bedeutendere Größe erreichen, so liegt doch die Durchschnittsgröße der erwachsenen Tiere auch hier weit unter der Größe der Nominatform (♂♂ 55-**62**-67, ♀♀ 50-**55**-60 mm).

Die Interparietalia sind durchgehend kleiner als die Parietalia. Der Vorderrand der Ohröffnung ist, vor allem bei den ♀♀, fast immer glattrandig, nur selten sind zwei bis drei kleine Aurikularschüppchen vorhanden. Das Tympanicum ist zuweilen zweigeteilt. Die Werte für die Schuppen um die Rumpfmitte liegen bei den ♂♂ bei 58-**60**-62, bei den ♀♀ bei 57-**61**-65. Eine stärkere Variabilität im Schuppenkleide ist nicht festzustellen.

Bei den ♂♂ läßt sich in der Färbung und Zeichnung sehr schön der Übergang vom Jugend- zum Alterskleid verfolgen. Während das Farbkleid der jungen ♂♂ noch völlig dem der ♀♀ gleicht, zeigen, ähnlich wie bei der Nominatform, erwachsene ♂♂ die völlige Verdunkelung der Oberseite, die durch eine Ausbreitung der schwarzen Zeichnung entsteht, sowie die Heraushebung der hellgrünlichen Fleckchen, so daß im Extremfall die Oberseite von Rumpf und Extremitäten von schwarzen und grünlichen Fleckchen ähnlich einer Pfeffer-Salz-Zeichnung völlig überdeckt erscheint. Bei zwei ♂♂ läßt sich im Mosaik der Zeichnung eine schwache Längsstreifung erkennen. Die Längsstrichelung der Kehle ist verschieden stark ausgeprägt.

Bei den ♀♀ sind größere dunkle Flecke nur auf die Region des Temporalbandes beschränkt. Diese Fleckenregion ist in dorsaler Richtung wie mit einer scharfen Linie abgeschnitten. Supraciliar- und Subocularstreifen treten nie besonders deutlich hervor, sie sind meist nur durch Aussparung der dunklen Fleckchen erkennbar. In der Temporal- und Halsregion sind sie zuweilen durch eine schmale dunkelbraune Linie beidseitig gesäumt. Die

hellbraune Oberseite ist zumeist mit kurzen Strichelfleckchen überdeckt, die sich zu einer schmalen Vertebrallinie sowie zu weiteren Längslinien oder einer nicht sehr deutlich ausgeprägten Querbänderung anordnen. Auch bei den ♀♀ besteht die Zeichnung der Kehle aus mehr oder weniger deutlichen blaßblaugrauen Längsschnörkeln, die teilweise miteinander in Verbindung treten.

Maße:

Nr.	Kopfrumpf-länge	Schwanz-länge	Kopflänge	Kopfbreite	Kopfhöhe	Vorderbein	Hinterbein	Fuß
189/47 a ♂ erw.	66	(98)	16,5	14	9,5	21	39	20
189/47 b ♂ erw.	67	(50)	16	14	9,5	21	40	20
189/47 c ♂ erw.	62	108	14	11,5	9	20	34	18
190/47 a ♀ erw.	58	(67)	13	11,5	8,5	19	33	16
190/47 b ♀ erw.	59	(57)	14	11,5	8	18	30	16

Liolaemus nigroviridis nigroviridis Müller und Hellmich

Terra typica: „Valle del Rio de San Francisco, ca. 2400 m, Mittelchile".

Liolaemus nigroviridis nigroviridis Müller und Hellmich, 1932, Zool. Anz. 97, S. 318, Fig. 3. Hellmich, 1934, Abh. N. F. Heft 24, Seite 63, Tafel I, Figur 18.

Vorliegendes Material: 31 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
191/1947 a—n	13 ♂♂ erw.	Potrero Grande 2200 m	25. bis 26. 2. 33	Schröder
192/1947 a—p	7 ♀♀ erw. 8 ♂♂ hlbw.	Kordillere von Santiago 2200—2400 m	25. bis 26. 2. 33	Schröder
193/1947 a—c	1 ♂ erw. 1 ♀ erw.	An der Parva San Ramón 2500 m	23. 3. 32 11. 12. 32	Schröder Grandjot
	1 hlbw. Tier	Rio San Francisco-Tal, 2000 m	15. 4. 33	Schröder

Von dieser außerordentlich schönen Echse, zu deren Beschreibung uns insgesamt fünf erwachsene Exemplare vorlagen (Müller und Hellmich 1932) enthält die Sammlung Schröder ein halbwüchsiges ♀ von der Terra typica (193/1947 c, Kopfrumpf-Länge 50 mm, Schuppen um die Rumpfmitte 58). Da uns bisher nur erwachsene Tiere vorlagen, lasse ich die Beschreibung des Farbenkleides dieses Exemplares folgen: Grundfärbung hellbräunlich oliv, auf dem Rücken kleine dunkle Fleckchen, die ziemlich unregelmäßig verteilt sind, jedoch die Tendenz zur Anordnung in Längsstreifen zeigen. Die Zeichnung der Flanken besteht aus etwas größeren Flecken, die sich zwischen den Extremitäten zu einer nur schwach ange-

deuteten Barrenzeichnung anordnen und zwischen denen hellere bläulichgrüne Schuppen stehen. Nach oben wie nach unten wird diese Region durch eine etwas hellere Zone (dem Supraciliar- und Suboculärstreifen entsprechend) begrenzt; die dorsale Grenze erscheint ziemlich scharf, während über den Suboculärstreifen die dunkle Zeichnung in Form kleiner unregelmäßig verteilter Fleckchen übergreift. Auf den Kopf- und Halsseiten sind die beiden hellen Streifen dunkel gerandet. Unterhalb des Suboculärstreifens verlaufen noch einige dunkle Linien, so daß die Halsseiten längsgestreift erscheinen. Die regenerierte Schwanzoberseite mit einem dunklen Mittelstrich, Kehle mit dunkelolivgrauen Längsstrichen.

Die Zeichnung des ♀ vom San Ramón, von dem uns bisher nur 1 ♂ (Paratypoid) vorlag, ähnelt etwa dem ebenbeschriebenen Farbkleid, nur ist die Grundfärbung grünlicher getönt, die dunklen Flecke sind zahlreicher und stehen etwas unregelmäßiger, die Längsstreifung auf den Halsseiten ist weniger deutlich ausgeprägt.

Das ♂ von der Parva (Kopfrumpf-Länge 72 mm) gleicht in der Färbung dem Paratypoid (♂) vom Rio San Francisco. Hier ist die Grundfarbe schon völlig verdunkelt, nur die hellblaugrünlichen Fleckchen sind übrig geblieben, die sich zum Teil zu einer Querbänderung anordnen.

Erfreulicherweise liegt noch eine größere Serie dieser Eidechse vom Potrero Grande vor (28 Exemplare). Die Kopfrumpflänge dieser Exemplare schwankt bei den erwachsenen Männchen zwischen 71 und 80 (Mittelwert **76**), während bei den Weibchen der Mittelwert bei **63** mm liegt. Die Werte für die Schuppen um die Rumpfmitte liegen bei den Männchen bei 53-**60**-65, für die Weibchen bei 57-**59**-63. Die Beschilderung der vorderen Kopfregion ist bei den ♂♂ oft sehr unregelmäßig. Das Interparietale ist immer kleiner als die Parietalia, die Kielung der Temporalschuppen nur undeutlich. Die Färbung der erwachsenen ♂♂ ähnelt völlig der Zeichnung des Typus. Durch Ausdehnung der dunklen Zeichnung haben sich nur noch die hellen Spritzflecken erhalten. Diese letzteren finden sich zuweilen auch bei den erwachsenen ♀♀, jedoch nur in geringer Anzahl. Die meist aus senkrecht gestellten Barrenflecken bestehende Zeichnung der Flanken ist in dorsaler Richtung meist scharf abgeschnitten, ohne daß es zur deutlichen Heraushebung eines Supraciliarstreifens kommt. Die Barrenflecke greifen zuweilen auf die Bauchseiten über, wobei sie sich in Einzelflecke auflösen, die nur selten bis zur Bauchmitte ziehen.

Maße:

Nr.	Kopfrumpf-länge	Schwanz-länge	Kopflänge	Kopfbreite	Kopfhöhe	Vorderbein	Hinterbein	Fuß
♂ erw.	80	(126)	18,5	15,5	11	26	41	22
♀ erw.	63	(96)	14	12	8	20	35	19

Liolaemus nitidus (Wiegmann)

Terra typica: „Chile, restr. Valparaiso"

Tropidurus nitidus Wiegmann, 1834, in Meyen, Reise um die Erde (1830—32), I, S. 206 (n. n.), 1835, Nov. Act. 17, S. 234, Taf. XVII, Fig. 2.

Liolaemus nitidus Hellmich, 1934, Abh. N. F., 24, S. 9, Taf. I, Fig. 1, 2.

Vorliegendes Material: 14 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
115/1948 a—e	2 ♂♂ erw.	An der Parva 2300 m	24. 3. 32	Schröder
	1 ♀ erw.	An der Parva 2300 m	28. 10. 32	Grandjot
	1 ♀ erw.	Abanico, 1000 m	27. 3. 32	Grandjot
	1 ♀ erw.	„ 1800 m		
116/1948 a—b	1 ♀ erw.	Potrero Grande	22. bis	Schröder
	1 ♂ noch nicht völlig erw.	2200 m	25. 2. 33	
117/1947 a—g	1 ♂ erw.	Las Condes-Tal, 1800 m	April 33	Schröder
	1 ♀ erw.	Lo Valdés (Volcán-Tal bei Santiago), 2000 m	10. 3. 33	Grandjot Schröder
	2 ♀♀ hlbw.	Rio San Francisco-Tal, 1500 m	15. 4. 33	Schröder
	1 ♀ hlbw.	Valparaiso	14. 5. 33	Schröder
	1 Jungtier	Valparaiso	14. 5. 33	Schröder
	1 ♂ jung	Zapallar	15. 4. 33	Behn

Bei allen Exemplaren ist das Frontale ungeteilt. Tympanicum und Aurikularschuppen sind überall deutlich ausgeprägt. Die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte schwankt zwischen 29 und 33 (Mittelwert **32**). Leider hat das Verpackungsmaterial bei den Exemplaren von der Parva und vom Abanico so stark abgefärbt und die Tiere so verdunkelt, daß sich über Färbung und Zeichnung dieser Exemplare nichts mehr aussagen läßt. Das eine Exemplar vom Potrero Grande, ein noch nicht völlig erwachsenes Männchen, trägt einen dunkelbraunen Pileus mit verstreuten hellgelblichen Fleckchen und ein noch ziemlich helles Gesamtkolorit. Die Rückenschuppen sind olivbräunlich getönt und tragen hellbläulichgraue Ränder, so daß eine Art Längsstreifung entsteht. Schwanz einfarbig olivgrau. Unterseite hellgrünlichgelb, auf der Kehle kurze bräunliche Längsstrichel.

Die jüngeren Exemplare zeigen die für *L. nitidus* typische Querbänderung; besonders schön ist sie bei dem jüngsten Exemplar von Valparaiso (Kopfrumpf-Länge 29 mm) ausgeprägt. Der Pileus dieses Exemplares ist blaßolivgrün getönt und kaum gefleckt. Der Nacken, der Rücken und die Oberseite des ersten Schwanzviertels sind mit unregelmäßig ausgezackten dunkelbraunen Querbändern überzogen, die Zacken sind nach rückwärts gerichtet, in den konkaven Ausbuchtungen stehen weißliche Flecke, die zum Teil miteinander verbunden, zum Teil getrennt sind. Bei den übrigen vorliegenden Tieren ist der schrittweise Übergang zur Zeichnungslosigkeit bei erwachsenen Exemplaren sehr schön zu beobachten.

Als oberste Grenze des Verbreitungsgebietes für *L. nitidus* war bis jetzt die 1900 m Höhenlinie bekannt. Nach den neuen Funden Schröder's steigt *nitidus* noch beträchtlich höher hinauf, offenbar ohne wesentliche Abweichungen zu zeigen. Er unterscheidet sich auch dadurch deutlich von dem nahe verwandten *L. chiliensis*, dessen Verbreitungsgebiet sich in der Ebene mit dem Areal von *L. nitidus* auf weite Strecken hin überschneidet. Innerhalb des gemeinsamen Areals bevorzugt aber jede Art einen gesonderten Biotop (vgl. Hellmich, 1934, Seite 16 und 21). Maße: Kopfrumpflänge des ♂ von der Parva: 93 mm, Kopfrumpflänge des ♂ von Potrero Grande: 74 mm, Schwanzlänge des ♂ von Potrero Grande: 186 mm.

Liolaemus pictus pictus (Duméril et Bibron)

Terra typica: „Chile, restr. Valdivia"

Proctotretus pictus Duméril et Bibron, 1837, Érp. Génér. 4, S. 276.

Liolaemus pictus pictus Burt and Burt, 1930, Proc. U. St. Nat. Mus. Nat. Hist. 78, S. 17, Hellmich, 1934, Abh. N. F. 24, S. 74, Taf. II, Fig. 1. 1938, Zool. Anz. 124, S. 243.

Vorliegendes Material: 35 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
97/1933 a—n	4 ♂♂ erw.	Am Villarica-See 300—800 m	15. 2. 32	
	1 ♂ erw.	400 m	20. 1. 32	
	1 ♀ erw.	400 m	23. 1. 32	
	4 ♀♀ erw.	700 m	25. 1. 32	
	1 ♀ hlbw.	800 m	25. 1. 32	
	3 ♀♀ erw.	800 m	15. 2. 32	Schröder
	2 ♀♀ hlbw.	800 m	15. 2. 32	
	1 ♀ erw.	Lavafeld am Villa-	17. 2. 32	
	1 ♂ erw.	rica, Volcán Villa-	10. 2. 33	
	1 ♀ erw.	rica, 1300 m	10. 2. 33	
	1 ♂ jung.	1300 m	10 2. 33	
97/1933 a—e	2 ♀♀ erw.	am Villarica-See 400 m	23. 1. 33	Schröder
	3 ♀♀ erw.	800 m	15. 2. 32	
98/1933 a—n	10 Jungtiere	Regenwald des Südens	1. 1933	Behn

Die Variabilität bei den vorliegenden Exemplaren wurde bereits 1938 ausführlich besprochen; sie verläuft völlig in den bisher bekannten Bahnen. Lediglich die Zahl der Schuppenreihen um die Rumpfmitte liegt etwas höher als beispielsweise bei den von Chiloë stammenden Exemplaren. Noch höher liegt sie bei Tieren, die Herr Prof. Dr. Krieg an Waldblößen in der Umgebung des Lago Nahuel Huapi auf argentinischem Boden erbeutete (Ancud-Chiloë: 54—62, Villarica 63—75, Nahuel Huapi 71—85). Da mit der Variation in der Beschuppung auch eine Variation des Farbenkleides Hand in Hand geht, stellten wir die argentinischen Tiere zu einer eigenen Rasse, die wir unter dem Namen *Liolaemus pictus argentinus* beschrieben (Müller und Hellmich). Für die südlicher, auf Chiloë lebenden Tiere schlugen wir den Namen *L. pictus chiloëensis* vor. Endlich scheint *L. pictus* auf kleinen, dem chilenischen Festland vorgelagerten Inseln eine große melanotische

Form ausgebildet zu haben, die den Namen *Liolaemus pictus major* trägt. Burt und Burt gaben als Fundort eine kleine Insel an, die zehn Meilen von Ancud entfernt liegt.

Liolaemus platei curicensis Müller und Hellmich

Terra typica: „Los Queñes, Kordillere von Curicó, 1500 m".

Liolaemus platei curicensis Müller und Hellmich, 1938, Zool. Anz. 122, S. 231, Abb. 2.

Vorliegendes Material: 18 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
58/1933 (Typus)	1 ♂ erw.	Los Queñes, Kord. von Curicó, 1500m	20. 1. 33	Schröder
59/1933 a—i (Paratypoide)	2 ♂♂ erw. 7 ♀♀ erw. bis hlbw.	Los Queñes, Kord. von Curicó, 1000—1600 m	20. bis 22. 1. 33	Schröder
60/1933 a—h (Paratypoide)	2 ♂♂ erw. 1 ♂ jg. 5 ♀♀ erw. bis hlbw.	Rio Teno-Tal (Los Cipreses), Kord v. Curicó, 1400 m	24. 1. 33	Schröder

Aus der Kordillere von Curicó brachte Herr Schröder eine Ausbeute von 18 Tieren mit, die *Liolaemus platei* außerordentlich nahestehen, sich aber von der Nominatform durch stärkere Bedornung der Rückenschuppen, durch die höhere Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte (48-58 gegenüber der Nominatform: 40-46) sowie durch eine im allgemeinen wesentlich kräftigere Ausbildung der schwarzen Zeichnung unterscheiden. Wenn es auch sehr verwunderlich erscheint, daß die Verbreitungsgebiete zweier Rassen durch eine so große Lücke getrennt sein können, beschrieben wir der Geringfügigkeit der Unterschiede wegen die von Curicó stammenden Exemplare als eine Rasse von *platei* und nicht als eine neue Art (Müller-Hellmich 1938). Dieser Schritt erscheint jetzt insofern als gerechtfertigt, als die südlichsten Exemplare der Nominatform in gewissem Sinne zu *L. pl. curicensis* überzuleiten scheinen. Allerdings erreicht *curicensis* etwa die gleiche Größe wie die Exemplare von Coquimbo und Copiapó (Typus 56 mm Kopfrumpflänge).

Die Variabilität der vorliegenden Exemplare wurde anläßlich der Beschreibung der neuen Rasse ausführlich behandelt, so daß hier auf diese Veröffentlichung verwiesen werden kann.

Liolaemus platei platei Werner

Terra typica: „Coquimbo".

Liolaemus platei Werner, 1898, Zool. Jahrb. Suppl. Bd. IV, S. 255, Taf. 13, Fig. 2. Hellmich, 1934, Abh. N. F. 24, S. 44, Taf. I, Fig. 9.

Vorliegendes Material: 17 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
182/1947 a—k	4 ♂♂ erw. 6 ♀♀ erw.	Andacollo 1100 m	25. 12. 32	Schröder

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
183/1947 a—b	1 ♂ erw. 1 ♀ hlbw.	Coquimbo	30. 12. 32	Schröder
185/1947 a—c	1 ♂ erw. 1 ♂ hlbw. 1 ♀ erw.	Vicuña (Elqui-Tal) 700 m	7. 1. 33	Schröder
188/1947 a—b	2 ♀♀ erw.	Coquimbo	30. 12. 32	Schröder

Die zehn Exemplare von Andacollo unterscheiden sich von unserm vornehmlich aus Copiapó und Coquimbo stammenden Material durch geringere Größe und durch die etwas höhere Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte (43-46-49). Die Kopfrumpf- und die Schwanzlängen (in Klammern) betragen für die größten Exemplare: ♂ 52 (72, regen.), ♂ 50 (96), ♂ 51 (104), ♀ 47 (92). Die Variabilität der Pholidosis ordnet sich völlig in den früher beschriebenen Rahmen (Hellmich 1934) ein. Bei allen Tieren finden sich drei vergrößerte Supraocularia, ein Tympanicum sowie ein bis drei Aurikularschüppchen.

Mit Ausnahme eines Exemplares zeigen alle Tiere ein olivgrünes Kolorit, das jedoch offenbar auf eine Abfärbung des Verpackungsmaterials zurückzuführen ist. Auch die Variabilität der Zeichnung bewegt sich etwa im gleichen Rahmen. Neben beinahe zeichnungslosen Exemplaren, bei denen nur auf den Seiten schwach ausgeprägte Querbarren zu erkennen sind, liegen sehr kräftig gezeichnete Exemplare vor, die sowohl auf dem Rücken wie auch auf den Seiten kräftig ausgeprägte Barrenflecke zeigen. Die Querbarren auf den Seiten bilden oft eine Art Zickzack-Linie, von deren unteren Zacken dunkelbraunschwarze Querbänder entspringen, die sich in einzelnen Flecken bis auf die Bauchränder fortsetzen. Bis auf diese Randpartien und eine nur selten schwach ausgeprägte Längsstrichelung auf der Kehle ist die Unterseite völlig ungezeichnet.

Diese Population ist somit ziemlich einheitlich und durch zwei wesentliche Merkmale von der Nominatform unterschieden; obwohl die Entfernung Andacollos von Coquimbo nur rund 50 km beträgt, scheint sich hier doch bereits eine Rassendifferenzierung zu vollziehen. Ich möchte jedoch von einer Benennung dieser Form vorerst absehen.

Das erwachsene ♂ aus dem Elqui-Tal (Kopfrumpflänge 56, Schwanzlänge 111 mm) sowie die beiden anderen Tiere von Vicuña ähneln dagegen völlig topotypischen Exemplaren. Die Zahlen der Schuppen um die Rumpfmitte betragen 48 (erw. ♂), 46 und 43. Vicuña liegt landeinwärts in größerer Entfernung von Coquimbo als Andacollo, das seinerseits allerdings 400 m höher liegt als Vicuña. Nähere Biotopbeschreibungen wären gerade hier dringend erwünscht.

Außerdem liegen noch einige topotypische Exemplare vor. Das erwachsene ♂ hat eine Kopfrumpflänge von 55 mm und eine Schwanzlänge von 112 mm und trägt 45 Schuppen um die Rumpfmitte. Die kräftig ausgeprägte Zeichnung besteht vornehmlich aus Querbarren, die in der Region

des Parietalbandes aus unregelmäßigen Dreiecksflecken (Spitze nach hinten) bestehen und sowohl über die Occipitalregion als auch über die Supraciliarstreifen hinweg miteinander und mit den Querbarren der Flanken in Verbindung stehen. Die Barrenflecken der Körperseiten bilden dorsal eine unregelmäßige Zackenlinie, ventral verlaufen sie in regellosen Fortsetzungen bis auf die Bauchseiten, auf denen sie sich in Punktflecke auflösen. Die übrige Unterseite ist ungefleckt.

Die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte liegt bei den beiden Tieren (183/47) bei 45 und 48, für Exemplare aus Coquimbo ziemlich hoch, da wir bei den uns bisher aus Copiapó und Coquimbo vorliegenden Tieren eine Variationsbreite von nur 40-46 fanden.

Auch bei den beiden restlichen ♀♀ aus Coquimbo (188/1947) liegt die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte bei 48 bzw. 49. Diese beiden Tiere erinnern in Färbung und Zeichnung sehr stark an erwachsene ♀♀ von *L. nigromaculatus atacamensis,* so daß die Entscheidung über ihre systematische Stellung nur schwer zu fällen ist. Die Zeichnung tritt hier etwas zurück, nur die Querbarren der Flanken sind deutlich ausgeprägt; der den *nigromaculatus*-Rassenkreis kennzeichnende Schulterfleck tritt hier aber nur undeutlich hervor, was bei ♀♀ von *atacamensis* nur sehr selten zu beobachten ist.

Liolaemus schröderi Müller und Hellmich

Terra typica: „Los Queñes (Curicó), 1600 m".

Liolaemus schröderi Müller und Hellmich, 1938, Zool. Anz. 122, S. 225, Abbildung 1. Hellmich, 1938, Zool. Anz. 124, S. 239.

Vorliegendes Material: 30 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
53/1933 (Typus)	1 ♀ erw.	Los Queñes (Curicó) 1600 m	20. 1. 33	Schröder
54/1933 a—f	3 ♀♀ erw. 1 ♂ erw. 2 ♂♂ jung	Los Queñes (Curicó) 1500—1600 m	20. 1. 33	Schröder
55/1933	1 ♀ erw.	Rio Claro-Tal, Kord. v. Santiago, 1400 m	31. 1. 33	Schröder
56/1933	1 ♂ erw.	Portero Grande, Kord. v. Santiago, 2200 m (?)	25. 2. 33	Schröder
57/1933	1 ♀ hlbw.	Rio San Francisco, Kord. v. Santiago, 1600 m	27. 12. 30	Hellmich
63/1933	1 ♂ erw.	am Villarica-See	23. 1. 32	Schröder

Von einer gemeinsamen Exkursion zum Rio San Francisco (Kord. von Santiago) brachten wir (Hellmich-Schröder) ein halbwüchsiges ♀ ohne Schwanz mit, das sich in die damals bekannten Arten nicht einordnen ließ.

Auf späteren Exkursionen in das gleiche Kordillerengebiet, in die Kordillere von Curicó sowie an den Lago Villarica erbeutete Schröder erneut einige wenige Exemplare, die mit diesem Weibchen identisch sind. Es handelt sich um eine kleine Form, die *L. chiliensis* und *gravenhorstii* nahesteht, sich aber von dem ersteren bereits durch die wesentlich geringere Größe, von beiden durch die meist leicht gefältelten Halsseiten, die höhere Schuppenzahl (40-46) und die Zeichnung unterscheidet. Wir (Müller und Hellmich) beschrieben dieses Tier als *Liolaemus schröderi*. Durch den Fang eines weiteren Exemplares am Lago Villarica erweitert sich das Verbreitungsgebiet dieser Echse, das sich nach unsern jetzigen Kenntnissen in einem schmalen am Gebirgshang entlang ziehenden Streifen von den Abhängen der Santiaginer Kordillere über die Kordillere von Curicó bis zum Villarica in einer Höhe von 1500 m bis 2200 m erstreckt. Die Individuendichte dieser Art scheint sehr gering zu sein.

Liolaemus tenuis tenuis Duméril et Bibron

Terra typica: „Chile, restr. Umgebung von Santiago".

Proctotretus tenuis Duméril et Bibron, 1837, Erp. gén. 4, S. 279.

Liolaemus tenuis tenuis Müller und Hellmich, 1933, Zool. Anz. 104, S. 305, Abb. 1. Hellmich, 1934, Abh. N. F. 24, S. 80, Taf. II, Fig. 2, 3. 1938, Zool. Anz. 124, Seite 245.

Vorliegendes Material: 66 Exemplare.

Zool. Staatss. München Herp. Nr.	Alter u. Geschlecht	Fundort	Fundzeit	Sammler
199/1947 a—e	3 ♂♂ erw.	El Salto/Valparaiso	20. 4. 33	Behn
	1 ♂ erw.	Rio Claro-Tal, 900 m	31. 1. 33	Schröder
	1 ♂ erw.	Rio Teno-Tal „Los Cipreses" 1400 m	24. 1. 33	„
64/1933 a—u	2 ♂♂, 3 ♀♀ erw.	Pucón 300 m	24. 1. 33	Schröder
	1 ♀ hlbw.	„	11. 2. 33	„
	1 ♂ erw.	„ 400 m	11. 2. 33	„
	2 ♀♀ erw.	„ 500 m	12. 2. 33	„
	2 ♂♂ hlbw.	„ 500 m	12. 2. 33	„
	1 ♂ erw., 1 ♂ jg.	„ 600 m	12. 2. 33	„
	1 ♂ erw.	„ 800 m	12. 2. 33	„
	1 ♂ jg.	Lavafeld am Villarica, 1000 m	10. 2. 32	„
	2 ♂♂ erw.	am Villarica-See	20. bis	„
	1 ♀ erw.	„ „ „	23. 1. 32	„
	2 ♀♀ hlbw.	„ „ „	1932	„
64/1933 a—u	2 ♂♂ erw.	am Villarica-See	23. 1. 32	Schröder
	2 ♀♀ erw.	„ „ „	23. 1. 32	„
	2 ♀♀ hlbw.	„ „ „	23. 1. 32	„
209/1947	10 ♂♂ erw.	Chile	1932—33	Schröder
	3 ♂♂ hlbw.			
	22 ♀♀ erw.			

Die vom Villarica stammenden Exemplare von *L. t. tenuis* wurden bereits früher besprochen (Hellmich 1938). Die Zahl der Schuppen um die

Rumpfmitte beträgt bei ihnen 66-**70**-76, bei den drei Exemplaren aus dem Rio Teno-Tal 58-**65**-69. Die Temporalia sind meist nur sehr schwach, oft nur tuberkelartig oder gar nicht gekielt. Zahl der Analporen (2) drei. Im Farbenkleide erwecken die Tiere aus der Umgebung des Villarica-Sees einen etwas dunkleren Eindruck als Santiaguiner Exemplare.

Außerdem liegen noch 35 Exemplare ohne nähere Fundortsbezeichnung vor. Sie ordnen sich in die früher an einem großen Material (Hellmich, 1934, 279 Exemplare) besprochene Variabilität ein.

C. Versuch einer Bestimmungsliste für chilenische *Liolaemus*-Arten.

Die vielfach noch ungeklärten Variationsbreiten der einzelnen *Liolaemus*-Arten sowie das Fehlen von Material aus weiten Gebieten Chiles hatten mich in meiner früheren Bearbeitung (1934) veranlaßt, statt einer Bestimmungsliste nur eine Tabelle über die Variabilität der einzelnen Arten und Rassen zu geben. Hier soll nun der Versuch einer Bestimmungsliste vorgelegt werden, die aber wegen der oft sehr ähnlich gelagerten Ausmaße der Variabilität und der sich meist stark überschneidenden Merkmale auch die Verbreitung einbezieht. Zur Benutzung dieser Liste sollte also jeweils der Fundort annähernd bekannt sein.

In die Liste wurden nur die uns genauer bekannten Arten aufgenommen. Im Norden Chiles ist zweifellos noch zum mindesten mit Vertretern der *multiformis*-Gruppe zu rechnen, die sich durch ziemlich hohe Schuppenzahlen auszeichnet (60-70, bzw. noch höher).

Als Hauptcharakteristika wurden in der Liste einerseits die Schuppenzahlen um die Rumpfmitte, andrerseits die Größenverhältnisse benützt. Die Arten und Rassen wurden in drei Größengruppen eingeteilt, die folgendermaßen unterschieden werden:

Groß: 80—100 mm Kopfrumpflänge
Mittelgroß: 60— 80 mm „
Klein: 40— 60 mm „

Selbstverständlich gilt diese Größeneinteilung nur für erwachsene Tiere so daß man sich möglichst vergewissern muß, ob adulte oder juvenile Exemplare vorliegen.

1 a Halsseiten ungefaltet, Halsseitenschuppen gleich groß oder nur wenig kleiner als Nackenschuppen 2
1 b Halsseiten mehr oder weniger stark gefaltet, Halsseitenschuppen kleiner als Nackenschuppen oder granulär 4
2 a Groß, 28—33 Schuppen um die Rumpfmitte 3
2 b Klein, 34—40 Schuppen, auf hellbraunem Grunde zwei helle Längsstreifen, Strauchsteppe-Ebene . . *Liolaemus gravenhorstii*
3 a 28—33 Schuppen, großes Tympanicum, Kehle dunkelgestreift, ♂♂ meist stark verdunkelt, mit hellen Fleckchen, Strauchsteppe, Ebene und Hochanden . . . . . *L. nitidus*

3b 24—31 Schuppen, kein Tympanicum, Unterseite ungezeichnet, meist längsgestreift, Strauchsteppe und Urwaldregion, Ebene . . . . . *L. chiliensis*

4a 40—55 Schuppen um die Rumpfmitte 5

4b Mehr als 55 Schuppen um die Rumpfmitte 18

5a Mit großem schwarzem Fleck in der Schultergegend, Atacama- und Strauchsteppenregion 12

5b Ohne deutlichen schwarzen Fleck in der Schulterregion . . . 6

6a Magallanes-Region, 36—40 Schuppen, mittelgroß, vier bis fünf helle Längsstreifen, dunkle Querflecke . . . . *L. magellanicus*

6b Strauchsteppen- und Urwaldregion 7

7a Mit dunklem Mittelstrich auf dem Rücken, klein, 44—50 Schuppen, Strauchsteppe, Ebene . . . . . *L. fuscus*

7b Ohne dunklen Mittelstrich 8

8a Mit leuchtend grüner (im Alkohol dunkelblauer) Unterseite, klein, 40—50 Schuppen, Strauchsteppe ab Santiago und Urwaldregion, Ebene . . . . . *L. cyanogaster*

8b Ohne leuchtend grüne (blaue) Unterseite 9

9a Mit hellem Occipitalband, mit regelmäßig querangeordneten dunklen und hellen Flecken, klein, 34—44 Schuppen, Strauchsteppe, Ebene . . . . . *L. lemniscatus*

9b Ohne helles Occipitalband 10

10a Mit deutlichen hellen Supraciliar- und Subocularstreifen sowie dunklen Querflecken, klein, 40—46 Schuppen, am Kordillerenhang der Strauchsteppen- und Urwaldregion (1500 bis 2200 m) . . . . . *L. schröderi*

10b Ohne deutliche helle Supraciliar- und Subocularstreifen 11

11a 40—48 Schuppen, klein, auf hellem Untergrunde vier Längsreihen kleiner dunkler Flecken, kleiner Norden . *L. platei platei*

11b 48—58 Schuppen, klein, dunklere Zeichnung etwas kräftiger ausgebildet als bei 11a, Kordillere von Curicó (1000—1500 m). . . . . *L. platei curicensis*

12a Große Formen an der Küste der nördlichen Strauchsteppenregion (Kleiner Norden) 13

12b Mittelgroße Formen, mehr im Innern des Landes 15

13a Ziemlich kurzschwänzig, hellgrüne Grundtöne vorherrschend, 49 bis 54 Schuppen, in Dünen um Caldera . . . *L. nigromaculatus bisignatus*

13b Langschwänziger, Schwarztöne vorherrschend 14

14a An Küstenfelsen von Coquimbo bis Zapallar, gelbgrüne Grundfarbe nur noch in Fleckchen sichtbar, Unterseite hell, oft rotgetönt, mit dunklen Längsstrichen, 48—53 Schuppen . *L. nigromaculatus zapallarensis*

14b Auf Inseln lebend (Isla de Pajaros, Totoralillo), Unterseite ebenfalls schwarz, 54—56 Schuppen . . . . *L. nigromaculatus ater*

15a Mit deutlich ausgeprägten Supraciliarstreifen, Brauntöne vorherrschend, von Coquimbo bis Valparaiso . . . . . *L. nigromaculatus kuhlmanni*

15b Ohne deutlich ausgeprägte Supraciliarstreifen 16

16a Mit deutlichem Sexualdimorphismus im Farbenkleide (♂♂ schwarze Fleckenzeichnung an den Flanken, ♀♀ dunkle, verschiedenfarbig gesäumte Querbinden-Flecke), 48—54 Schuppen, Geröllwüste der Atacama . . . . . *L. nigromaculatus atacamensis*

16b Ohne deutlichen Sexualdimorphismus 17

17a Ähnlich *L. n. bisignatus,* aber kleiner und ohne deutliche Grünfärbung, 49—55 Schuppen, Umgebung von Copiapó . . *L. nigromaculatus copiapensis*

17b Spuren eines hellen Supraciliarstreifens sowie seitlicher Querbänder, 48—52 Schuppen, Umgebung von Huasco . . *L. nigromaculatus nigromaculatus*

18a 55—65 Schuppen, nur wenig verkleinerte Seitenschuppen . . . 19

18b Mehr als 65 Schuppen, stark verkleinerte Seitenschuppen . . . 26

19a Kordillere von Nueva Elqui, 2200—3200 m, Kleiner Norden, 54 bis 61 Schuppen, mittelgroß, mit brauner Pfeffer-Salz-Zeichnung . . . . . *L. lorenzmülleri*

19b Kordillere der Strauchsteppen- und Urwaldregion 20

20a Mit grünen Farben und dunklen Stricheln, die meist in Längs-, zuweilen auch in Querlinien angeordnet sind 21

20b Ohne Grüntöne und deutliche Längsstrichelung 23

21a In der Hochkordillere Santiagos 22

21b In der Küstenkordillere Valparaisos, Größe 60—69 mm, 62 bis 68 Schuppen, mittelgroß . . . . . *L. nigroviridis campanae*

22a 61—68 mm, 63—65 Schuppen, mittelgroß, Kordillere nahe Santiago . . . . . *L. nigroviridis nigroviridis*

22b 50—67 mm, 57—61 Schuppen, mittelgroß, Hochkordillere des Volcán-Tales . . . . . *L. nigroviridis minor*

23a Mit Brauntönen, deutlicher Querbänderung oder dunkelbrauner Pfeffer-Salz-Zeichnung 24

23b Mit hellerer Grundtönung, mit dunklen Barrenflecken an den Seiten, ohne Pfeffer-Salz-Zeichnung, 900—1800 m, mittelgroß, 55—66 Schuppen . . . . . *L. monticola monticola*

24a In der Kordillere der Strauchsteppenregion 25

24b In der Kordillere der Urwaldregion, am Volcán Villarica, mit hellen Supraciliarstreifen und deutlicher ausgeprägter dunkler Zeichnung, klein, 56—63 Schuppen . *L. altissimus araucaniensis*

25a In der Hochkordillere nahe Santiago, ohne deutliche helle Supraciliarstreifen, mittelgroß, 47—58 Schuppen *L. altissimus altissimus*

25b In der Hochkordillere des Volcán-Tales, mittelgroß, 48—56 Schuppen, mit hellen Supraciliarstreifen . . *L. altissimus moradoënsis*

26a Mit 65—75 Schuppen um die Rumpfmitte 27

26b Mit mehr als 75 Schuppen 31
27a Mit helleren olivbraunen Grundtönen, bogiger Fleckenzeichnung und gelbgrünlicher Punktierung, Strauchsteppen- und Urwaldregion 28
27b Mit dunklerer blaugrüner Tönung, dunkler Rückenmitte und Zickzackbänderung, Urwaldregion 29
28a Mit schwach ausgeprägter Punktierung, klein, 66—76 Schuppen, Strauchsteppe und Urwaldregion . . . . . *L. tenuis tenuis*
28b Mit extrem ausgeprägter Punktierung, klein, 68—76 Schuppen, felsige Küstenabstürze Südchiles (Umgebung von Concepción) . . . . . *L. tenuis punctatissimus*
29a Auf dem Festland lebend, mittelgroß, (54) 63—75 Schuppen . . . . . *L. pictus pictus*
29b Auf Inseln lebend 30
30a Auf Chiloë, mittelgroß, 54—62 Schuppen . . *L. pictus chiloëensis*
30b Auf kleinen Inseln vor Südchile, melanotisch . . *L. pictus major*
31a Mit mehr als 75 Schuppen, mittelgroße Formen, Hochkordillere der Urwaldregion 32
31b Große Formen, Hochkordillere der Atacama- und Strauchsteppenregion 33
32a Am Volcán Chillan, mittelgroß, mit dunkler (blaugrauer) Tönung, braunem Temporalband, 80—90 Schuppen *L. monticola chillanensis*
32b Am Volcán Villarica, mittelgroß, 85—95 Schuppen . . *L. monticola villaricensis*
33a Mit schwarzem Kopf, 95 Schuppen, Puna de Atacama . . . . . *L. (Helocephalus) nigriceps*
33b Ohne schwarzen Kopf, Hochkordillere der Strauchsteppenregion 34
34a Hochkordillere von Curicó, 72—88 Schuppen, Querbarren auf Occipital- und Temporalbandregion (daneben mittelgroße Form an den Baños de Azufre) . . . . . *L. buergeri*
34b Hochkordillere von Santiago, mehr oder weniger deutliche leopardenähnliche Zeichnung aus runden Flecken 35
35a Volcán-Tal, leopardenähnliche Zeichnung stark zurücktretend, an den Flanken verschmelzende Barrenflecke . . . *L. leopardinus valdesianus*
35b Hochkordillere von Santiago, leopardenähnliche Zeichnung deutlich 36
36a Zeichnung aus großen Flecken bestehend, Santiaguiner Kordillere ohne Cerro Ramón . . . . . *L. leopardinus leopardinus*
36b Zeichnung aus kleinen Flecken bestehend, auf dem Cerro Ramón . . . . . *L. leopardinus ramonensis*

D. Allgemeiner Teil

I. Tiergeographisch-ökologische Bemerkungen

Die Längserstreckung Chiles und die Aufgliederung in Küstenkordillere, Längstal und Andine Region erlauben eine relativ einfache schematische Darstellung der Verbreitungsverhältnisse chilenischer Eidechsen. Trägt man in ein derartiges Schema, wie es in meiner Monographie der chilenischen *Liolaemus*-Arten auf Abb. 11 (1934) wiedergegeben ist, die Ergebnisse der Schröder'schen Aufsammlungen ein, so wird das damals gewonnene Bild nicht wesentlich geändert. Nach unsren bisherigen Kenntnissen können wir einer nördlichen Gruppe von *Liolaemus*-Formen, die von dem Rassenkreis des *L. nigromaculatus* und von *L. platei* gebildet wird, eine mittelchilenische *(L. nitidus, chiliensis, lemniscatus, fuscus, gravenhorstii)*, eine südchilenische *(L. cyanogaster, tenuis, pictus)* und eine andine Formengruppe *(L. leopardinus, monticola, nigroviridis, altissimus)* gegenüberstellen. Im extremen Süden schließt sich der feuerländische *L. magellanicus* an, im Norden müssen wir mit dem Eindringen eines bolivianisch-peruanischen Formenkreises rechnen, der sich um *L. multiformis* gruppiert. Hierfür sprechen das Vorkommen von *L. (Helocephalus) nigriceps* in der chilenischen Puna de Atacama sowie Aufsammlungen von *multiformis*-ähnlichen Vertretern und *L. alticolor* in der Puna de Tarapacá (nach brieflichen Mitteilungen von M. Codoceo). Während im allgemeinen die Nord- und Südgrenzen ein wenig ineinanderfließen (z. B. bei *L. tenuis*, der aus der Urwaldregion bis hoch in die Strauchsteppenregion hineinreicht), so scheinen doch zwei Linien eine schärfere Grenze zu bilden: erstens scheint die Cuesta de Chacabuco, deren Wirkung durch den Rio Aconcagua verstärkt wird, die Nordgrenze für eine Reihe von südlichen Formen zu sein, und zweitens scheint auch der Linie Coquimbo-La Serena-Elqui, also der Abgrenzung des Kleinen Nordens gegen die eigentlichen Wüstengebiete Nordchiles, eine faunistische Bedeutung zuzukommen.

Schröder's Sammlungsergebnisse zeigen zunächst einige Erweiterungen der Areale einzelner Arten. Für *L. fuscus* und *lemniscatus* wurden durch Schröder Fundorte bekannt, die das Verbreitungsgebiet wie bisher vermutet tatsächlich bis zur Linie Coquimbo-La Serena erweitern. In der Vertikalen vergrößert sich der Wohnraum von *L. nitidus* um einige Hundert Meter bis auf 2300 m; *nitidus* erweist sich dadurch der zweiten Großform, *L. chiliensis*, gegenüber ökologisch als weit überlegen. Die letztere Art scheint mehr auf die Ebene und auf etwas feuchtere Biotope angewiesen und eine südlichere Form zu sein.

Mit der Auffindung einer neuen Rasse von *L. nigroviridis* an der Campana und deren näherer Umgebung ist erstmalig der Nachweis einer hochandinen Form in der Küstenkordillere geglückt. Das Verbreitungsgebiet dieser Art, das nach unsern bisherigen Kenntnissen nur auf die Santiaguiner Hochkordillere beschränkt war, erweitert sich damit beträchtlich. Die Verbindungsbrücke zwischen den Arealen der Nominatform und der neuen

Rasse dürfte wohl die Cuesta de Chacabuco sein, auf der jedoch bisher kein *nigroviridis* nachgewiesen wurde.

Während die Verbreitungsgebiete der Arten in der Ebene im allgemeinen kontinuierlich sind, überrascht ganz besonders die Diskontinuität der Areale von beiden Formen des *L. platei*. *Platei* war bisher nur aus dem Norden bekannt (Coquimbo bis Copiapó). Rund sechs Breitengrade südlicher taucht nun plötzlich eine Form auf, die zweifelsohne zu *L. platei* zu stellen ist *(L. platei curicensis)*. Auf die diskontinuierliche Verbreitung der andinen Formen wurde früher ausdrücklich hingewiesen (vergl. Abb. 19 bei Hellmich, 1934). Auch hier konnte Schröder die bisher gewonnenen Sammlungsergebnisse bestätigen. Erstaunlich ist besonders das Fehlen des sonst weit verbreiteten *L. altissimus* am Volcán Chillan, an dem offenbar nur *L. monticola* in einer besonders weit abgeänderten Form *(L. m. chillanensis)* vorkommt. *Monticola* und *altissimus* fehlen überraschenderweise auch in der Cordillera de Curicó, in der Schröder dafür den früher beschriebenen *L. buergeri* in größerer Anzahl wieder auffinden konnte. Das Vordringen jetziger andiner Formen in höhere Gebiete der Anden nach dem Rückzug der Gletscher (vergl. Abb. 20, Hellmich 1934) ist also offenbar nicht überall geglückt, sondern weite Gebiete und viele isolierte Vulkane sind unerreicht geblieben. Als Südgrenze der hochandinen Eidechsen mittelchilenischen Gepräges gilt noch immer der Volcán Villarica. Von den benachbarten Vulkanen (Lanin, Llaima) und den südlicheren Bergen (Osorno, Calbucco u. a.) liegen noch keinerlei Nachrichten über das Vorkommen von Eidechsen vor, obwohl eine Absammlung gerade dieser Gebiete sowohl vom tiergeographischen wie auch vom evolutionistischen Gesichtspunkte aus äußerst interessant wäre.

Was hier und überhaupt in der Hochkordillere noch an Neuem und Interessantem zu erwarten ist, zeigen über unsre Entdeckungen hinaus (Goetsch, Hellmich, Schröder) die neuerlichen Vorstöße Schröder's in die Kordillere von Elqui: der neuen Art *L. lorenzmülleri* kommt vom faunistischen und deszendenztheoretischen Standpunkt eine besondere Bedeutung zu. Hier wäre vor allem zu untersuchen, ob es sich bei *lorenzmülleri* ebenfalls um eine sekundäre Besiedlung früher vergletscherter Gebiete handelt oder ob die jetzt bewohnten Biotope von den Gletscher-Vorstößen der südhemisphaerischen Glazialzeit verschont blieben. Auch die neue kleine Form *L. schröderi*, die ein schmales, der Kordillere entlangziehendes Band in der Höhe von 1500 bis 2200 m besiedelt, ist von außerordentlichem Interesse. Während die meisten anderen *Liolaemus*-Arten und Rassen in großer Individuendichte vorkommen, konnte *L. schröderi* bisher nur immer in ganz wenigen Exemplaren beobachtet und gefangen werden. Umso erstaunlicher und rätselhafter ist die offenbar geringe Variabilität und seine weite Verbreitung, die von der Kordillere Santiagos bis in die Urwaldberge reicht. In der schematischen Darstellung der Vegetationsformationen und Verbreitungsverhältnisse der Eidechsen Santiagos (Hellmich 1934, Abb. 10) ist *L. schröderi* zwischen *L. monticola* und *L. nigroviridis* einzufügen.

Auf die nach Süden fortschreitende Annäherung und Überschiebung der Areale in vertikaler Richtung wurde schon an anderer Stelle hingewiesen (Hellmich, 1938, S. 248). Hier lassen sich die Rassen verschiedener Arten, die im Norden noch getrennte Biotope bewohnen, allein schon ökologisch unterscheiden. Eine Reihe von Formen dringen hier im Süden über die niedrigen Pässe auch in argentinisches Gebiet ein. Den Austausch und das Ineinandergreifen der Areale chilenischer und argentinischer Formen habe ich kürzlich bei der Untersuchung der patagonischen Arten ausführlicher dargestellt (Hellmich, 1950). Auf der argentinischen Seite der Hochkordillere scheint das Gebiet größter Artendichte merkwürdigerweise südlicher zu liegen als auf der chilenischen, wo sich die für die Eidechsen optimalen Bedingungen zweifellos auf der Breite Santiagos finden.

Die räumliche Annäherung von Varietäten der gleichen Art ist im Rahmen biogeographischer Gesichtspunkte bei den Angehörigen der *nigromaculatus*-Gruppe am interessantesten. Nicht die jeweils am Ende des Gesamtareals lebenden Rassen sind die am weitesten differenzierten, sondern diejenigen, die den extremsten Biotop bewohnen. Ich glaube, daß dieser Tatsache die Bedeutung einer Regel zugesprochen werden kann. Auch Rensch (1947) bekennt sich neuerdings zu der Ansicht, daß es nicht notwendig sei, daß die geographischen Endglieder am stärksten differenziert sind. Andererseits fordert das Verschwimmen deutlicher einwandfreier Rassenmerkmale in den Grenzbiotopen (z. B. *atacamensis*, *kuhlmanni*, *zapallarensis*), die anscheinend oft nur wenige Meter (!) auseinanderliegen, ebenfalls zu einer viel gründlicheren Analyse der Biotope heraus. Gerade diese Untersuchungen lassen sich aber nur im natürlichen Verbreitungsgebiete der Art selbst durchführen. Abgesehen davon, daß uns hier — im Gegensatz zur Limnologie — noch immer geeignete aërobiologische Untersuchungsmethoden fehlen (Hellmich, 1933, S. 166-67), ist auch während kurzer Sammelaufenthalte nicht mit befriedigenden Ergebnissen zu rechnen. Den Verlauf von Isothermen zur Charakterisierung von Klimata und als alleinige Erklärungsnachweise für faunistische und evolutionistische Hypothesen zu benutzen, wie es beispielsweise von Reinig (1938) versucht wird, halte ich für abwegig. Sicherlich genügt es auch nicht, nur einen Faktor wie etwa die Temperatur als Charakteristikum des Lebensraumes anzunehmen, sondern das Zusammenwirken aller Faktoren muß dabei bedacht werden, während umgekehrt das Pessimum eines einzigen Faktors bereits ausschlaggebend sein kann. Kaum ein Land dürfte für die Untersuchung gegensätzlicher nahe aneinander grenzender Biotope so geeignet sein wie gerade Chile.

Mit der Erforschung der abiotischen Faktoren müßte dann eine gründliche Beobachtung der Verhaltensweisen der einzelnen Eidechsenformen parallel laufen. Ich verweise hier nur auf die bereits früher mitgeteilten Beobachtungen über Bevorzugung von Biotopen und geänderte Fluchtreflexe bei den Rassen verschiedener *Liolaemus*-Arten. Sehr auffällig sind diese Unterschiede bei den beiden benachbarten Rassen *bisignatus* und *zapallarensis* von *L. nigromaculatus*. Während die letztere die von der Brandung

des Meeres überspülten Felsen bewohnt, besiedelt *bisignatus* ausschließlich die unmittelbar an die Küste anschließenden Sanddünen; sein Fluchtreflex ist nicht auf die Ferne gerichtet, sondern besteht in einem äußerst flinken Einwühlen in den losen Sand, wobei dem verkürzten und verdickten Schwanz als Bewegungsorgan große Bedeutung zukommt.

Leider liegen mir von dem Schröder'schen Material nur die toten Tiere, kaum aber ökologische Beobachtungen vor. Die Niederschriften W. Schröder's sind bedauerlicherweise durch Kriegseinwirkung verloren gegangen oder unzugänglich. Nirgends ist für den Systematiker eine persönliche Beobachtung seines Untersuchungsmaterials im natürlichen Lebensraum unerläßlicher als bei Gruppen mit großer Variabilität der taxonomisch wichtigen Merkmale und des Verhaltens. Thorpe's erste Forderung für die Entwicklung einer modernen Systematik, nämlich, daß alle Spezialisten die Möglichkeit haben sollten, ihre Gruppe nicht nur am toten Material, sondern vor allem in der Natur zu studieren, kann nicht deutlich genug unterstrichen werden (Thorpe, in Huxley 1949).

Bei der großen Schwankung der Futterwahl bei *Liolaemus*-Arten und ihrer Bedeutung für Habitus, Färbung und Zeichnung (vergl. auch Eisentraut 1950) wäre es besonders verlockend, vergleichende Messungen an Darmlängen und Vergleiche von Gewichten vorzunehmen. Eine orientierende Voruntersuchung am toten Material ergab, daß bei den südlichen Andenformen im Zusammenhang mit der Bevorzugung pflanzlicher Nahrung eine auffällige Vergrößerung des Endabschnittes des Darmtraktus zu beobachten ist. Einwandfreie Resultate sind aber am toten und vor allem injizierten Material nicht zu erhalten. Diese Untersuchungen, die von besonderem ökologischen Interesse sind, können nur am lebenden und frisch gefangenen Material im Lande selbst vorgenommen werden. Auf die Variabilität der Größenverhältnisse, die zweifellos auch in engem Zusammenhang mit dem Verhalten der Tiere steht, komme ich in anderem Zusammenhange zu sprechen.

Auch die Erforschung der Fortpflanzungsverhältnisse bleibt Untersuchungen im Lande vorbehalten. Die bisherigen Feststellungen ergaben jedenfalls, daß die *Liolaemus*-Formen im Hochgebirge und im Süden zum Lebendgebären übergehen und daß wir auch hier mit einer beträchtlichen Variation zu rechnen haben. Unter dem Schröder'schen Material befindet sich ein Weibchen von *L. l. leopardinus,* das am 25. Februar 1933 am Potrero Grande in einer Höhe von 2200 m gefangen wurde (Zool. Staatssamml. München Herp. Nr. 204/1947). Eine Untersuchung dieses Tieres, das bereits halb aufgeschnitten war, ergab, daß es drei fast schlupfreife Jungtiere trug. Alle drei Tiere sind noch in die Eihäute eingeschlossen, zwei Tiere liegen auf der linken, eines auf der rechten Seite; die Eingeweide sind in der Mitte eng zusammengepreßt. Die rechte Leibesfrucht füllt fast den gesamten Innenraum der rechten Leibeshöhlenhälfte aus und erstreckt sich noch unter die Leber, die sich lappenartig um die Frucht herumschlägt. Auf der linken Seite nimmt der proximal gelegene Embryo einen großen Teil des Brustraumes ein, in dem er auch noch etwas nach der rechten Seite herüber-

drängt. Das auf der linken Seite caudal gelegene Jungtier ist am weitesten entwickelt und stand offenbar kurz vor dem Ausschlüpfen. Die beiden anderen haben noch einen großen Dottersack anhängen. Alle drei sind ziemlich groß, die größte Länge jeder „Fruchtblase" beträgt 22—23 mm, die größte Breite 13—16 mm (Kopfrumpflänge der Mutter 86 mm).

Die Jungtiere sind in der Eihaut kurz vor den Weichen umgeknickt, zwischen Schwanz und Körperseite schaut die rechte, eng angelegte Vorderextremität nach oben, die linke ist nach hinten und seitlich unten angelegt, der Schwanz ist zusammengeringelt, verdeckt die Hinterextremitäten und liegt unter dem Dottersack. Die Beschilderung des relativ sehr großen Kopfes erweckt einen außerordentlich regelmäßigen Eindruck. Alle drei zeigen auf der Oberseite auf hellrötlichbraunem Grunde eine fertige Zeichnung, die dem typischen Leopardenmuster der erwachsenen Tiere ähnelt und aus zuweilen hellgerandeten runden oder Querbarren ähnlichen Flecken besteht. Genaue Messungen lassen sich an den Embryonen leider nicht vornehmen, da sie stark gehärtet und bruchempfindlich sind. Bei Vorliegen eines größeren Materials wären gerade hier für die Untersuchungen des allometrischen Wachstums von Kopf, Rumpf und Gliedmaßen besonders aufschlußreiche Ergebnisse zu erwarten.

Noch ungeklärt ist die Frage, wann die Befruchtung stattfindet und wann die Jungtiere schlüpfen. In der großen Höhe, in der diese Eidechsen leben, bleibt die winterliche Schneedecke noch lange geschlossen. So stieß ich Anfang November nur wenig südlicher in der Hochkordillere um Lo Valdes in einer Höhe von 2200 bis 2400 m erst auf kleinste apere Flecke, auf denen die ersten Eidechsen für nur wenige Augenblicke aus ihren Schlupfwinkeln herauskamen. Ob die kurze Spanne Zeit reicht, die Entwicklung der Embryonen von der mutmaßlich im November stattfindenden Befruchtung soweit zu treiben, daß sie bereits vor Einbruch der neuen Kälteperiode schlüpfen und den Winter überstehen können, ist sehr fraglich. Zweifellos ist dabei zu bedenken, daß die Insolationstemperaturen auch in größeren Höhen zwar oft beträchtliche Werte erreichen (vergl. Hellmich, 1933, S. 191), die entwicklungsbeschleunigend wirken können. Die den weitaus größeren Teil des Tages anhaltenden Tieftemperaturen (Nachtwinter) erzeugen aber starke Abkühlungen, die des öfteren und für lange Zeit durch Schlechtwetterperioden erhalten und verstärkt werden. Leider liegen aus den chilenischen Hochanden keinerlei mikroklimatische Messungen vor, die als Unterlage dienen können. Die Erwachungs- und Optimaltemperaturen der hochandinen Echsen liegen nach meinen Beobachtungen sicher niedriger als diejenigen der *Liolaemus*-Formen aus der Ebene. Auch zeigten sie für die einzelnen Arten verschiedene Werte, so daß es möglich war, etwa am Morgen nach dem ausgelegten Thermometer und seinen steigenden Temperaturen vorauszusagen, welche Art zuerst die Ruheplätze verlassen und welche ihr folgen würde.

Hier liegt noch ein weites Feld für Untersuchungen brach. Es wäre ganz besonders reizvoll, die jeweiligen Temperaturkurven der Umgebung

mit Erwachungs- und Aktivitätskurven der Tiere zu vergleichen und die einzelnen Arten und Rassen von *Liolaemus* auch physiologisch zu charakterisieren. Nach meinen Erfahrungen in Chile würden wir auch hier auf eine außerordentliche Variabilität in der Bevorzugung der optimalen Temperaturbereiche und des sich danach richtenden Verhaltens stoßen.

II. Deszendenztheoretische Bemerkungen

1. Gegenstand und Breite der Variation

In der gleichen Weise, in der sich die tiergeographischen Ergebnisse der Schröder'schen Sammeltätigkeit in unsre bisherigen Kenntnisse einordnen, bestätigt auch die systematische Untersuchung des neuen Materials die früher gewonnenen Anschauungen über Art und Ausmaß der Variabilität der Gattung *Liolaemus*. Wie bei vielen anderen Eidechsen finden wir auch bei *Liolaemus* vor allem die beiden hauptsächlichen Formen der Variabilität, die individuelle und die geographische, vertreten. Beide sind außerordentlich groß, und beide zeigen bestimmte Richtungen, deren Untersuchung und Vergleich uns sowohl Schlüsse über die Evolution dieser variablen Gattung als auch eine Gliederung der Merkmale in zwei Gruppen erlaubt. Neben Merkmalen, die ausgesprochene Beziehungen zur Umwelt zeigen und die wir bereits früher (1934) „oekotypische Merkmale" nannten, begegnen wir Merkmalen, die nach unsrer Erkenntnismöglichkeit keine deutlichen Zusammenhänge mit der Umwelt haben können. Wir würden sie am liebsten „idiotypische" Merkmale nennen, sind aber gezwungen, diese Benennung zu vermeiden, da der Begriff „Idiotypus" schon anderweitig festgelegt ist. Ich möchte deswegen die Bezeichnung „autotypisch" vorschlagen, und unter diesen Merkmalen solche verstehen, die keine erkennbaren Beziehungen zur Umwelt zeigen. Ich werde nach der allgemeinen Schilderung der Variabilitätserscheinungen näher auf Begriff, Unterschiede und Vorkommen dieser beiden Merkmalsgruppen eingehen.

Außer vom Gesichtspunkt der Umweltbezogenheit können wir die einzelnen Merkmale auch nach ihrer Verwertbarkeit für taxonomische Zwecke gliedern. Einige Merkmale variieren bei den chilenischen *Liolaemus*-Arten überhaupt nicht. So zeigt keine chilenische *Liolaemus*-Art oder -Rasse vergrößerte Schuppen an der Hinterseite der Oberschenkel, wie wir sie zuweilen bei ostandinen Arten antreffen. Bei keiner einzigen Art oder Rasse wird eine höhere Zahl von Schilderreihen zwischen Suboculare und Supralabialia angetroffen als die Einzahl. Andere Merkmale variieren zwar, aber nur in geringem Umfange, und es läßt sich keinerlei deutliche Ordnung und keinerlei Richtung in der Variation erkennen. Dies trifft beispielsweise für die Anordnung der Kopfschilder, die Kielung der Temporalia, zuweilen auch für die Ausbildung der Aurikularschuppen zu. Für die Pholidosis des Pileus läßt sich nur verallgemeinern, daß sie bei Jungtieren regelmäßiger ist und daß sich mit zunehmendem Alter eine Aufspaltung oder fortschreitende Unregelmäßigkeit einstellt. Diese individuell auftauchende Variabilität hat im geographischen Sinn weder eine Bedeutung noch zeigt sie irgend eine Progression.

Diesen unwesentlichen Merkmalen stehen taxonomisch valide Merkmale gegenüber. Hierzu gehören vor allem die Körperform und die Größe, im besonderen die relativen Maßverhältnisse zwischen Kopfrumpfgröße und Körpergliedmaßen, weiterhin die Größe, Zahl und Form der Rumpfschuppen, die sich in der Zahl der rund um den Körper gezählten Schuppen ausdrückt, endlich die Färbung und Zeichnung. Wir wollen zunächst die Variabilität dieser Merkmale besprechen und wollen sie erst anschließend zu ihrem Auftreten, ihrer Bedeutung für den Organismus und ihrer möglichen Entstehungsursache in Beziehung setzen.

a) Körperform und Größe

In meiner Monographie der chilenischen Eidechsen hatte ich bereits auf die Variabilitätserscheinungen bei den absoluten und relativen Maßen hingewiesen. Innerhalb des *nigromaculatus*-Rassenkreises sind die Formen an der Küste und auf Inseln größer als die im Innern der Atacama lebenden Rassen. Innerhalb einiger anderer Arten und der andinen Rassen zeigt sich eine progressive Abnahme der Körpergröße und der relativen Extremitäten- und Schwanzlänge in südlicher Richtung, womit ein Plumperwerden der Gesamtgestalt verbunden ist. Fräulein O. Schuster hat in ihrer Arbeit über die klimaparallele Ausbildung der Körperproportionen bei Poikilothermen auch unser *Liolaemus*-Material benutzt und durchgemessen, wobei sie auch die allometrischen Verschiebungen innerhalb des ontogenetischen Wachstums berücksichtigt hat.

Auch am *Liolaemus*-Material bestätigen sich die allgemeinen Resultate, nämlich, daß höheren Temperaturen auch größere Tiere entsprechen, daß Eidechsen mit den längsten Schwänzen in den Arealen mit dem höchsten Temperaturmittel des wärmsten Monats zu finden sind und daß die Extremitäten bei denjenigen Populationen am längsten sind, die Gebiete mit der höchsten sommerlichen Bodentemperatur bewohnen. Das gilt bei der Gattung *Liolaemus* sowohl für Angehörige innerhalb der Art (z. B. *chiliensis, lemniscatus*) als auch innerhalb der Rassen (*altissimus, monticola*). Doch sind dabei einige Ausnahmen zu finden, für deren Zustandekommen zum Teil besondere klimatische Verhältnisse verantwortlich gemacht werden (z. B. bei *tenuis*). Die wenigen greifbaren Angaben über den täglichen und saisonellen Temperaturverlauf erschweren aber auch hier eine einwandfreie Deutung.

Besonders interessant sind die Verhältnisse bei *L. monticola chillanensis*, der an den Abhängen eines tätigen Vulkans lebt und sich durch beträchtlichere Größe gegenüber der nördlicher lebenden Nominatform auszeichnet. Auf die Größenunterschiede der beiden Populationen von *L. buergeri* hatten wir bereits bei ihrer Wiederbeschreibung hingewiesen (Müller und Hellmich). Die Tiere von den Baños de Azufre, die kaum 6 km vom Fundort der zweiten Population, der Cuesta Vergara, entfernt liegen, bleiben viel kleiner als die anderen. Das dem Körperwachstum gegenüber stark negativ allometrische Wachstum der Schwänze zeigt bei beiden Populationen

keinen Unterschied. Dagegen wachsen die Extremitäten der Echsen von den Baños de Azufre viel langsamer. Der unterschiedliche Habitus der beiden Formen ist also wohl durch eine Entwicklungshemmung bei der Population von den Baños de Azufre bedingt, die das Wachstum dieser Tiere besonders früh verzögert. Einer Verlangsamung des Körperwachstums folgt dabei eine entsprechende Verzögerung des Beinwachstums, so daß hier bei mittelgroßen Tieren bereits Körper-Bein-Relationen auftreten, die bei der Population von der Cuesta Vergara erst viel später zu beobachten sind (Schuster). Da außerdem die relative Länge der weiblichen Beine in der Wachstumsgeschwindigkeit schneller abnimmt als die der männlichen, ist demzufolge auch der morphologische Unterschied zwischen den erwachsenen Weibchen der beiden Populationen größer als zwischen den erwachsenen Männchen.

Ähnlichen Größenunterschieden begegnen wir bei zwei Rassen des von Schuster nicht untersuchten *L. nigroviridis*; nur liegen hier die Biotope nicht so nahe aneinander. Die Nominatform, die in den starken Isolationstemperaturen ausgesetzten Hochanden Santiagos lebt, ist größer als die Rasse der ozeanisch beeinflußten Küstenkordillere (Durchschnittsgrößen: *n. nigroviridis:* ♂♂ 71-**76**-80, ♀♀ 61-**63**-67, *n. campanae:* ♂♂ 68-**69**-70, ♀♀ 60). In der gleichen Weise, wie von O. Schuster für die Gesetzmäßigkeit des unterschiedlichen Wachstums von *L. buergeri* kein Zusammenhang mit irgendeinem der untersuchten klimatischen Faktoren angenommen wird, kann der ebenfalls bedeutende Größenunterschied der *minor*-Rasse von *nigroviridis* (♂♂ 55-**62**-67, ♀♀ 50-**55**-60) nicht auf klimatische Differenzen zwischen den Biotopen der Nominatform und von *minor* zurückgeführt werden. Hier scheinen andere Faktoren eine Rolle zu spielen, auf die wir später zu sprechen kommen (vergl. S. 180).

Von besonderem Interesse sind auch die Verhältnisse bei *L. pictus* Hier stoßen wir auf eine Progression innerhalb der Maße, die in der Richtung Nahuel Huapi (*p. argentinus*) über Villarica (*p. pictus*) zu Tieren von Chiloë (*p. chiloëensis*) ansteigt. An die Chiloë-Form reiht sich noch eine Inselrasse (*p. major*) an, die sich durch besondere Größe auszeichnet (Boulenger, 1885, Totallänge 244 mm). Der gleichen Erscheinung begegnen wir bei dem bereits oben erwähnten *L. nigromaculatus*, der ebenfalls Inseln besiedelt; auch bei ihm steigt die Größe von den Populationen im Innern des Landes (*atacamensis, copiapensis, kuhlmanni*) über die Populationen an der Küste (*bisignatus, zapallarensis*) zu dem Inselbewohner (*ater*) an.

b) Form und Zahl der Schuppen

Die allgemeine Variabilität im Schuppenkleide habe ich bereits in meiner Monographie (1934) ausführlich besprochen. Kein Merkmal erweist sich vom taxonomischen Standpunkt aus als so wichtig wie die Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte. Die einzelnen Variationsbreiten habe ich bereits schematisch

dargestellt (1934, Abb. 3, 4, 8, 12, 13), so daß hier auf diese graphischen Darstellungen verwiesen werden kann.

Aus den Abbildungen läßt sich erkennen, daß wir typische Zufallskurven mit Mittelgipfeln vor uns haben. Der auffälligen Zunahme der Zahl der Schuppen um die Rumpfmitte von Norden nach Süden, wie ich sie bereits für die Rassenkreise schilderte (1934, S. 119), begegnen wir auch innerhalb der einzelnen Arten, so daß wohl dieser Tatsache die Bedeutung einer Regel zugesprochen werden kann. Dabei verschiebt sich sowohl die Gesamtbreite der Variation als auch die durchschnittliche Gipfelhöhe der Kurve. Ich führe hier nochmals einige Beispiele auf (die Zahlen in Klammern bedeuten Durchschnittswerte):

chiliensis	Mittelchile	(27)
	Südchile	(32)
lemniscatus	Santiago	39-(40)-43
	Los Queñes	39-(43)-46
fuscus	Nordchile	44-47
	Mittelchile	47-50
platei platei	Nordchile	40-48
„ *curicensis*	Curicó	48-58
altissimus altissimus	Mittelchile	47-58
„ *araucaniensis*	Südchile	56-63
„ *neuquensis*	Neuquen	62-78
tenuis	Rio Teno-Tal	58-(65)-69
	Villarica	66-(70)-76
pictus chiloëensis	Chiloe	54-62
„ *pictus*	Villarica	63-75
„ *argentinus*	Nahuel Huapi	71-85
monticola monticola	Mittelchile	80-(84)-90
„ *chillanensis*	Chillan	80-(84)-90
„ *villaricensis*	Villarica	85-(88)-95

Die Zunahme der Schuppenzahl entsteht zumeist durch Verkleinerung der Schuppe. Handelt es sich um Arten, die sich durch Seitenschuppen auszeichnen, die kleiner sind als die Rückenschuppen, so setzt die Verkleinerung zunächst und besonders bei den Seitenschuppen ein.

Der Erhöhung der Schuppenzahl entspricht räumlich eine Verschiebung der Lebensbedingungen aus wärmeren und trockeneren zu feuchteren und kühleren Biotopen. Dabei spielt auch zweifellos die Zunahme des Windes eine bedeutende Rolle, da wir bei Rassen, die in argentinisches Gebiet hinüberreichen *(p. argentinus, a. neuquensis)*, eine noch beträchtlichere Erhöhung finden; die argentinische Seite der Hochkordillere zeichnet sich ja durch ganz bedeutendere Windhäufigkeit und Windstärken aus als die chilenische. Vielleicht bedeutet hier die Verschlimmerung vom Pejus zum Pessimum der Lebensbedingungen auch die Arealgrenze für eine Reihe von mittel- und südchilenischen Formen in ihrem an sich möglichem Vordringen

gegen Osten, wobei der Auskühlungsgröße des Windes eine wesentliche Rolle zuzusprechen ist.

c) Färbung und Zeichnung

Die bunte Mannigfaltigkeit des Farbkleides und der Zeichnungsmuster der chilenischen *Liolaemus*-Formen läßt sich auf drei Grundtypen zurückleiten, nämlich auf Längsstreifung, auf Querbänderung und auf eine Kombination beider Prinzipien. Diese drei einfachen Zeichnungstypen, die ich (1934) schematisch in Abb. 14 darstellte, sind bei den einzelnen Arten in verschieden weitgehendem Maße ausgeprägt, wobei das eine oder das andere Element stärker hervortreten oder gänzlich verschwinden kann. Ihre Variation kombiniert sich noch mit einer Abänderung der Grundfärbung, die von hellgrauen und hellbräunlichen Tönen bei Tieren aus dem Norden zu immer dunkleren Tönungen von Tieren aus dem Süden Chiles überführt. Das Sammlungsmaterial Schröder's bestätigte auch in dieser Hinsicht die früher gewonnenen Ergebnisse.

Hier sei zunächst noch betont, daß sich im allgemeinen das Farb- und Zeichnungskleid, das bereits in früher Embryonalzeit fertig angelegt ist (vergl. S. 170), in der Jugend durch Klarheit und Regelmäßigkeit auszeichnet, sich aber zuweilen im Laufe des Lebens verändert und durch fortschreitende Verdunkelung und Pigmentanhäufung überdeckt wird. Dies gilt vor allem für Formen, bei denen eine Pfeffer-Salz-Zeichnung ausgeprägt ist. Sie kann sowohl bei Arten *(L. nitidus, lorenzmülleri)* als auch bei einzelnen Rassen von Arten *(L. a. altissimus)* auftreten, wobei auch eine Progression festgestellt werden kann *(L. nigromaculatus bisignatus* zu *L. n. zapallarensis)*. Im Allgemeinen ist diese Pfeffer-Salz-Zeichnung auf das männliche Geschlecht beschränkt.

Neben der Verdunkelung der Grundfarbe ist der zunehmende Melanismus bei Formen an der Küste und auf Inseln *(nigromaculatus zapallarensis, n. ater, pictus major)* sowie bei den andinen Rassen in südlicher Richtung als geographische Variationserscheinung am auffälligsten und am interessantesten. Er deckt sich mit dem auch bei vielen anderen Eidechsenarten- und Rassen beobachteten Insel- und Hochgebirgsmelanismus (vergl. Mertens 1934, Eisentraut 1950). Wenn wir uns der Nomenklatur Reinig's (1937) anschließen, so finden wir alle Arten der melanistischen Färbung nebeneinander; der Verdunkelung der Grundfarbe (Melanismus s. str.) läuft eine Vergrößerung bereits vorhandener Zeichnungselemente (Nigrismus) oder Neubildungen von schwarzen Zeichnungsmerkmalen (Abundismus) parallel. Zuweilen ist die eine oder die andere Form des Melanismus stärker ausgeprägt (vergl. S. 134). Betrachten wir die Häufigkeit und die geographische Verbreitung des Melanismus, so können wir nach Reinig von einem generellen und einem geographischen Melanismus sprechen, da die Verdunkelung des Farbenkleides allen Individuen in mehr oder weniger starker Ausprägung zukommt und da sich der Melanismus nicht nur auf einzelne Orte

des Rassen-Areals beschränkt, sondern alle Individuen des jeweiligen Gesamtareals der Rasse erfaßt.

Endlich sei noch auf das gelegentliche Zurücktreten aller oder fast aller Zeichnungselemente bei Einzelindividuen einer Population aufmerksam gemacht, dem wir, wenn auch selten, so doch hier und da auch bei *Liolaemus*-Arten begegnen (z. B. bei *L. altissimus moradoënsis*). Dieses Auftreten zeichnungsloser Varianten ist vor allem von verschiedenen *Lacerta*-Arten bekannt und hat zu einer Reihe von Benennungen geführt (z. B. *olivacea, modesta, elegans*). Kramer hat dafür den bereits von Eimer gebrauchten Begriff *„concolor"* eingeführt (1941) und hat nachgewiesen, daß dieses Merkmal bei den von ihm untersuchten Arten durch einen rezessiven, einfach mendelnden Faktor kontrolliert wird.

2. Modifikatorische oder mutative Variation — Klinen oder Rassen

Reinig hat schon auf die beiden Entstehungsmöglichkeiten des Melanismus, auf eine modifikatorische und eine mutative, hingewiesen und entsprechend zwischen einem modifikatorischen und faktoriellen Melanismus unterschieden. Natürlich steht uns das Vererbungsexperiment für die chilenischen *Liolaemus*-Arten nicht zur Verfügung, und wir können, bevor hier nicht Kreuzungs-, Aufzucht- und Fütterungsversuche durchgeführt worden sind, nichts Einwandfreies über den erblichen oder modifikatorischen Charakter sowohl des Melanismus wie auch der anderen oben genannten geographisch progressiven Variationen der *Liolaemus*-Arten aussagen. Ihre Konstanz, die große Zahl sowie die Parallelität dieser oft tiefgreifenden Veränderungen veranlaßten mich schon früher (1934) zu dem Schluße, daß es sich nicht nur um phänotypische Standortsmodifikationen, sondern meist um genotypische Veränderungen handelt.

Soweit es den Inselmelanismus betrifft, hat diese Ansicht auch Mertens vertreten, indem er in seiner Abhandlung über die Inseleidechsen (1934) darauf hinweist, „daß der Melanismus bei den Reptilien zumeist aber eine durchaus erbliche, d. h. genotypische Variation darstellt". Auch Eisentraut (1950) nimmt an, daß es sich bei dem Melanismus der von ihm untersuchten Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln mit großer Wahrscheinlichkeit um genotypisch bedingte Farbvariationen handelt. Daß die Genetik des Inselmelanismus „jedoch kompliziert und eben erst angeschnitten ist" (Kramer, in litt.), geht aus den Züchtungen von Eidechsen des Äußeren Faraglione *(Lacerta sicula coerulea)* hervor; hierbei sprechen ein Abklingen der Dunkelfärbung für eine Dauermodifikation, die aus einer Kreuzung von Festland ♀♀ und Faraglione ♂♂ und aus reziproker Kombination erhaltenen intermediären, stark blaustichigen Tiere mit blaßblauer Unterseite für Mutation (Kramer, 1949). Das chilenische Liolaemus-Material würde hier ein dankbares Betätigungsfeld für Genetiker und Physiologen darstellen.

Es mag noch darauf hingewiesen werden, daß die Verringerung des

Glanzes, die bei den in Gefangenschaft gehaltenen Faraglione-Eidechsen nach wenigen Wochen einsetzt, sowie das Hellerwerden der Oberseite möglicherweise eine Parallele in den Umfärbungen von *Liolaemus*-Arten finden, die ich in Chile während der Gefangenhaltung der Eidechsen beobachten konnte. Experimentelle Untersuchungen dieser Farbveränderungen, die ich zusammen mit Señorita M. Codoceo im Instituto Pedagógico durchführte, ergaben, daß die Zeichnung in ihren Umrissen unveränderlich bleibt, daß aber die Tönung der Grundfarbe durch Wechsel der Außenbedingungen verändert wird, wobei die „Auffärbung" bereits durch Erhöhung der Temperatur allein erreicht wurde. Der Schluß liegt nahe, daß wir bei den uns vorliegenden melanotischen Tieren mit zwei Faktoren zu rechnen haben, nämlich mit einer leicht beeinflußbaren Gesamttönung, deren Verdunkelungsausmaß Umweltsfaktoren unterworfen ist, und einer erblich fixierten melanotischen Zeichnung. Da die letztere die wesentlichere ist, können wir wohl im Sinne Reinig's von einem faktoriellen Melanismus sprechen.

Ob die geographisch variierenden Größen- und Proportionsverhältnisse ebenfalls zu einem gewissen Ausmaß einer individuellen, durch Außenfaktoren ausgelösten Veränderlichkeit unterliegen, muß noch dahingestellt bleiben. Während bei Insellacerten (Mertens, Eisentraut) meist eine bipolar gerichtete Variabilität vorliegt und z. B. bezüglich der Größe Riesenwuchs und Zwergwuchs, bezüglich des Habitus plumpe und zierliche Formen nebeneinander zu finden sind, ist die Variabilität bei den chilenischen *Liolaemus*-Arten und -Rassen nach unseren bisherigen Kenntnissen unipolar gerichtet: bei den Formen, die bis zur Küste und bis auf Inseln gehen, nimmt die Größe zu, bei Formen, deren Areale besonders in den Anden von Norden nach Süden reichen, nimmt die Größe ab.

Insulare Riesen- und Zwergformen werden von Mertens zum größten Teile auf Mutationen zurückgeführt. Auch O. Schuster beschäftigt sich eingehend mit der Frage, ob die von ihr festgestellten klimaparallelen Veränderungen nur auf einer modifizierenden Beeinflussung durch Außenfaktoren oder auf einer durch die Umwelt verursachten Auslese besonders geeigneter Mutanten beruhen. Nach ihrer Meinung lassen weder die Züchtungsversuche noch das Naturexperiment eine endgültige Entscheidung darüber zu, ob die klimaparallele Ausbildung dieser Merkmale im Genom verankert ist. Für die komplexe Eigenschaft „Körpergröße" hält sie beide Wege für offen, sowohl die Dauer der Wachstumsperiode als auch die Auslese besonders angepaßter Größenvarianten können als Erklärung herangezogen werden. Für die klimaparallele Ausbildung des Verhältnisses zwischen Körpergröße und Anhangslänge wird dagegen im wesentlichen eine Abwandlung der ersten Entwicklungsschritte verantwortlich gemacht, die bei stark voneinander abweichenden Populationen zweifellos mutativen Charakter tragen soll.

Der auffälligen Tatsache, daß die meisten beobachteten Mutationen (vergl. auch Goldschmidt 1940) auch als Modifikationen auftauchen können, begegnen wir auch bei der Frage der Schuppengröße und Schuppenzahl.

Ich habe in diesem Zusammenhang bereits früher auf die bei *Tarentola mauretanica* durchgeführten Regenerationsexperimente von Noble und Bradley (1933) hingewiesen, die ergaben, daß Wachstum und Größe der Schuppen durch mechanische Faktoren stark beeinflußbar sind; die bei kühleren Temperaturen entstehenden Schuppen wuchsen schneller und waren kleiner, — eine Tatsache also, die sich mit der größeren Zahl der Schuppen bei *Liolaemus*-Formen aus südlicheren Breiten und verschlechterten Lebensbedingungen völlig deckt.

Wir sind uns natürlich darüber klar, daß die Lösung der Frage, ob ein bestimmtes Merkmal (oder eine größere Anzahl derselben) bei Neubeschreibungen erblich oder durch Modifikation bedingt ist, a priori nicht zum Aufgabenbereich und zur Erforschungsmöglichkeit des Systematikers gehört und daß die Durchführung der Nomenklatur zunächst nur eine technische Seite seiner Arbeit darstellt. Wenn aber der Sinn der Taxonomie darin besteht, durch Gliederung und Einordnung der Tierwelt die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse und die Phylogenie zu erfassen (vergl. Richter 1943), dann erscheint uns die Beschäftigung mit dem Fragenkomplex der erblichen Verankerung einzelner Merkmale unerläßlich. Sie scheint mir auch insofern erforderlich, als durch den technischen Vorgang der trinären Namengebung und der Auffassung einer neuen Form als geographische Rasse laut Definition der „Subspezies" bestimmte Forderungen erfüllt sein müßten. Zu diesen gehört z. B. nach Huxley (1943), daß nichtgenetische Unterschiede nicht als Basis für eine subspezifische Unterscheidung verwendet werden dürften. Auch die Einführung des neuen Begriffs „Cline" durch Huxley (1939) weist auf die Notwendigkeit der Untersuchung dieser Frage hin, wenn ich auch der Entscheidung, ob erbliche oder nichterbliche Merkmale vorliegen, für die Einordnung in Rasse oder Kline nicht die Bedeutung zumesse, die O. Schuster offenbar als eine von mehreren Bedingungen erfüllt haben möchte (vergl. Zusammenfassung, letzter Absatz bei Schuster). Bei der Unterscheidung der beiden taxonomischen Gruppen kommt es m. E. Huxley auch nicht auf die Frage der genetischen Konsolidierung, sondern auf das Vorhandensein einer Gradation an.

„Gradationen" liegen nun, wie wir oben sahen, fast bei allen *Liolaemus*-Arten vor. Die Diskontinuität und Isolierung der meisten Populationen der *Liolaemus*-Formen sowie deren jeweilige Einheitlichkeit erleichtert aber die Frage, ob Einordnung in Rasse oder Kline vorzunehmen ist. So könnte uns beispielsweise die graduelle Verschiebung der Schuppenzahlen, der auch eine Gradation der klimatischen Bedingungen parallelläuft, dazu berechtigen, die Populationen der gleichen Art, die nördlichere und südlichere Areale bewohnen, als Klinen aufzufassen (etwa bei *L. chiliensis, lemniscatus*, vergl. S. 174) oder in den oben bereits aufgeführten Zwischenformen der *nigromaculatus*-Rassen Klinen zu erblicken. Hier wird die Entscheidung erschwert, da auch eine Bastardierung der Randpopulationen vorliegen könnte; wir könnten sie dann als „Hybrid Clines" ansehen.

Auch die Frage, ob mehrere Merkmale erforderlich sind, um Populationen als Subspezies abzutrennen, oder ob ein Merkmal allein genügt (vergl. hierzu ebenfalls die Forderungen von Schuster), scheint mir nicht wesentlich zu sein. In der Tat sind es ja meist mehrere Merkmale, viel wichtiger erscheint mir aber die Einheitlichkeit der Population, wie sie z. B. bei den für das Volcán-Tal aufgestellten Rassen jeweils vorliegt, die auch offenbar räumlich gut isoliert sind. Damit sind die Forderungen, die Huxley für die Aufstellung einer Subspezies stellt und die sich auch mit den allgemein üblichen Ansichten decken, voll erfüllt, so daß wir wohl zu der Auffassung berechtigt sind, die bisher aufgestellten geographischen Rassen als solche zu Recht bestehen zu lassen.

3. Räumliche Bindung der Variation

Aus einer früheren kartographischen Darstellung der Verteilung rassenbildender *Liolaemus*-Formen für den Santiaguiner Raum (Hellmich 1934, Abb. 19) geht deutlich hervor, daß die Arten mit Rassenbildung auf die Hochkordillere verteilt sind, während die monotypischen Arten die Ebene bewohnen. Die neueren Ergebnisse erlauben uns wohl unter der Berücksichtigung der Gedanken Huxley's die Erweiterung, daß die in der Ebene lebenden *Liolaemus*-Arten, deren Areale mehrere Klimaräume durchziehen, im allgemeinen zur Ausbildung von Klinen, die in der Hochkordillere lebenden Formen zur Ausbildung von geographischen Rassen neigen. Geographische Rassen finden sich außerdem bei dem nördlich der Cuesta de Chacabuco den „Kleinen Norden" Chiles bewohnenden *L. nigromaculatus,* dessen Areal noch in die eigentliche Atacama sowie bis auf die der Küste vorgelagerten Inseln reicht. Auch *L. pictus,* dessen Verbreitungsgebiet sich aus dem andinen Raum über das Längstal bis auf die Inseln der Urwald-Region erstreckt, bildet mehrere geographische Rassen.

Nehmen wir zunächst den Lebensraum von *L. nigromaculatus* aus, so sehen wir, wie bereits oben angedeutet, neben der progressiven Variation der Merkmale auch eine Gradation der klimatischen Faktoren, die für die Anforderungen eines poikilothermen Tieres im allgemeinen eine zunehmende Verschlechterung darstellen. Zur sinkenden Durchschnittstemperatur gesellt sich eine Zunahme der Feuchtigkeit, der Häufigkeit, Stärke und Austrocknungsgröße des Windes sowie eine Verschiebung und Verstärkung der jahreszeitlichen Unterschiede. Es erübrigt sich, hier auf Einzelheiten einzugehen, da ich auf meine ausführliche Darstellung der „biogeographischen Grundlagen Chiles" (1933) verweisen kann. Die von O. Schuster gebrauchten klimatischen Charakterisierungen, die vor allem die Temperatur berücksichtigen, sind wohl zum Teil noch zu grob, hier und da wohl auch unzutreffend, die Deckung der Gradation der Merkmale und der klimatischen Faktoren ist aber auch aus ihren Darstellungen deutlich zu erkennen.

Gleitende Unterschiede innerhalb der abiotischen Faktoren sind aber

auch im Lebensraum des *L. nigromaculatus* ausgeprägt, nur daß es sich hier im wesentlichen um eine Zunahme der Aridität handelt, der eine Verschiebung in der Ausbildung des Untergrundes parallelläuft. So wandelt sich der Lebensraum vom Felsenstrand (vergl. Abb. 17 bei Hellmich 1933) über reine Sandküste (Caldera) zum Mauernbiotop (Copiapó) und zur kleinwürfeligen Steinwüste der eigentlichen Atacama, in der alle extremen Klimafaktoren der Hochwüste typisch ausgeprägt sind. Die Feuchtigkeit spielt im Norden des Areals als Nebel (Camanchaca) eine große Rolle; er bereitet an den Abhängen der Küstenkordillere bandförmig einer reichen farbenfrohen und formenschönen Vegetation Existenzmöglichkeiten und zieht in den Tälern oft weit bis ins Innere der Wüste.

Der Gradation der biogeographischen Faktoren läuft eine sich zumeist steigernde Verschärfung der Isolation parallel; sie ist am deutlichsten in Südchile verwirklicht, wo der dichte Teppich der Nothofagus-Urwälder die Areale der andinen Formen hermetisch voneinander abschließt. Der Faktor der Isolation spielt aber nicht nur räumlich, sondern auch zeitlich eine Rolle. Die Areale waren früher einheitlich und zusammenhängend; erst mit dem Abklingen der südhemisphaerischen Glazialzeit, mit dem Fortschreiten der Aridität und mit dem Nachrücken der Pflanzen- und Tierarten verschärfte sich die jeweilige Isolation.

Aber nicht überall deckt sich eine Ausbildung geographischer Rassen mit einer Gradation der biogeographischen Faktoren. Innerhalb der Hochkordillere Santiagos stoßen wir plötzlich auf eine Häufung subspezifischer Abtrennung bei drei verschiedenen Arten *(L. nigroviridis, leopardinus, altissimus)*, und zwar in einem Gebiete, das wegen seiner Nähe zu den Arealen der Nominatformen sich in seinen klimatischen Faktoren zweifellos nicht von deren Biotopen unterscheidet. Es handelt sich hier um das Gebiet rund um Lo Valdes im Tale des Rio del Volcán, das zu dem gewaltigen Massiv des Volcán San José (rund 5900 m), einem der höchsten feuertätigen Berge der Erde, führt. In der näheren Umgebung dieses Riesen entspringen allenthalben heiße und mineralische Quellen, so die Wässer der Baños morales, aus deren nächster Umgebung *L. altissimus moradoënsis* stammt.

Einer Wiederholung dieser Tatsache begegnen wir bei den beiden sich in der Größe so stark unterscheidenden Populationen von *L. buergeri*, von denen die kleinere Form ebenfalls in der Nähe von Quellen vulkanischen Ursprungs, den Baños de Azufre, angetroffen wird. Auch hier kann bei der Nähe der Areale beider Formen — sie sind nur um wenige Kilometer getrennt — ein Unterschied klimatischer Faktoren nicht angenommen werden.

Sehen wir von diesen beiden Beispielen ab, in denen die Variation kaum klimabezogen sein kann, so decken sich in der Mehrzahl der Fälle bei einer Verbreitung von Nord nach Süd Merkmalsprogressionen mit klimatischen Gradationen, und wir sind wohl berechtigt, in Übereinstimmung mit den Regeln über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägung bei

Homoeothermen wenigstens für die Gattung *Liolaemus* innerhalb Chiles folgende geographische Regeln aufzustellen:

Verschiebt sich das Klima innerhalb des Gesamtareals einer Art von Nord nach Süd vom Optimum zum Pejus und Pessimum (von trockeneren wärmeren zu feuchteren kühleren Biotopen), so treten innerhalb der Klinen oder geographischen Rassen einer Art folgende Merkmalsveränderungen auf:

1. Die Körpergröße nimmt ab
2. Die Körperanhänge verkürzen sich relativ
3. Der Gesamthabitus wird plumper
4. Färbung und Zeichnung verdunkeln sich im Sinne eines progressiven Melanismus
5. Die Schuppengröße nimmt ab, die Schuppenzahl steigt.

Die Untersuchungen O. Schuster's haben gezeigt, daß sich die hier aufgestellten Regeln für Körperanhänge poikilothermer Tiere für Reptilien bei gleichen Verbreitungsverhältnissen in weitem Rahmen verallgemeinern lassen. Es wäre außerordentlich interessant, die Gültigkeit der Regeln auch für die anderen Merkmale bei einer größeren Zahl von Genera poikilothermer Tiere, insbesondere von Reptilien, zu überprüfen.

4. Oekologische Bedeutung der Variation

Es besteht kein Zweifel, daß die zuletzt aufgeführten Merkmale in irgendeiner Beziehung zur Umwelt stehen und daß wir sie damit als „oekotypische Merkmale" bezeichnen können. Wir wollen damit nichts weiter aussagen, als daß zwischen dem Merkmal eines Tieres einerseits und der Umgebung andrerseits eine Beziehung besteht, und wollen mit diesem Terminus die Frage, ob dieses Merkmal eine Anpassung darstellt, ob es dem Tier förderlich oder schädlich ist oder ob es modifikatorisch oder erblich bedingt ist, keineswegs berühren. Wir sind aber sicher berechtigt, außer diesen morphologischen Merkmalen noch andere aufzuführen, die ebenfalls als oekotypisch zu bewerten sind. Hier wären noch die Fortpflanzungsverhältnisse (Übergang zur Viviparität) sowie die Verhaltensweisen (Übergang zur vegetabilischen Ernährung, Art der Fluchtreflexe etc.) zu nennen (Hellmich, 1934), womit die Frage angeschnitten ist, ob sich bestimmte Formen ohne Vorhandensein morphologischer Unterschiede allein schon durch ihre Verhaltensweisen als geographische Rassen abtrennen lassen.

Wir haben bis jetzt die „Umgebung" nur summarisch genommen und eine Reihe klimatischer wie edaphischer Faktoren eingeschlossen, und es liegt nun durchaus nahe, zunächst einmal zu untersuchen, ob es möglich ist, aus der Summe der Umgebungsfaktoren die jeweils wirksamen herauszusuchen. Wir könnten dies per exclusionem tun, indem wir durch Vergleich der jeweils in Frage kommenden Biotope die Unterschiede eliminieren. Diese Versuche sind schon oft gemacht worden und haben unter Verwendung von Experimenten zu den verschiedensten Ergebnissen und

Anschauungen geführt. Ich erinnere hier nur an die Behandlung der Literatur durch Reinig in seinem Buche über Melanismus, Albinismus und Rufinismus (1937). In neuester Zeit hat Eisentraut (1950) zusammengestellt, welche verschiedenen Faktoren für das Zustandekommen des Melanismus bei Inseleidechsen von den verschiedenen Forschern als maßgeblich angesehen werden. Nach Eisentraut selbst spielen die veränderten Ernährungsbedingungen eine ausschlaggebende Rolle bei der Entwicklung zum Eilandmelanismus. Für die Veränderungen innerhalb der absoluten und relativen Größenverhältnisse wird von Schuster im wesentlichen ein Zusammenhang mit der Temperatur gefunden. Das Gleiche scheint der Fall beim Zustandekommen der Größen- und Zahlenunterschiede im Schuppenkleid zu sein.

Meinen eigenen Beobachtungen und Versuchen glaube ich entnehmen zu dürfen, daß die bisherigen Untersuchungen durchaus nicht ausreichen, um mit Sicherheit auf einzelne klimatische Faktoren schließen zu können. Ich möchte hier die gleiche Forderung stellen, die ich bereits bei der Betrachtung der Verbreitungsverhältnisse (vergl. S. 168) stellte, nämlich, daß hier — ähnlich der Limnologie — im Rahmen einer Aërobiologie und in enger Zusammenarbeit mit den Mikroklimatologen erst geeignete Untersuchungsmethoden zu finden sind. Außerdem bezweifle ich, ob jeweils nur ein Faktor als maßgeblich zu betrachten ist; sicherlich greifen zumeist mehrere ineinander, die über ein verändertes Verhalten der Tiere auch wieder eine Summe anderer abiotischer Faktoren wirksam werden lassen. Wir müssen ja immer bedenken, daß wir ein lebendes Wesen vor uns haben, in dem Anreize äußerer Natur immer wieder verwickelte Korrelationen auslösen.

Dies führt uns zweifellos zur Frage der oekologischen Bedeutung der bei geographischen Rassen auftretenden Variationen. Bei der Aufstellung der geographischen Regeln hat dieser Gesichtspunkt auch immer wieder im Vordergrund gestanden, und allen diesen bei den Homoiothermen gefundenen Veränderungen (Bergmann'sche, Allen'sche Regel etc., vergl. Rensch 1947) ist auch jeweils ein ökologischer Vorteil im Sinne einer Adaption oder zum mindesten ein Selektionswert zugesprochen worden.

Ob ein Merkmal eines Tieres (einer Rasse) adaptiv, atelisch oder dystelisch ist (vergl. Günther, 1949), hat zunächst mit der Tatsache, daß es oekotypisch ist, laut unsrer Definition nichts zu tun. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit ist es unmöglich, auf die oft schwankenden Begriffsbestimmungen der eben genannten Merkmalsarten einzugehen. Allein der Begriff „adaptives Merkmal" schließt, worauf vor kurzem auch Mayr hinwies (1942), einen doppelten Sinn ein, entsprechend der Tatsache, daß man in der Adaption einen Prozeß oder das Resultat eines Prozesses sieht. Halten wir uns an die Auffassung von Mertens (1942), der unter einem adaptiven Merkmal keinesfalls ein im lamarckistischen Sinne durch Anpassung erworbenes versteht, sondern damit nur andeuten möchte, daß es für eine bestimmte Umgebung bzw. Funktion zweckmäßig ist, so finden wir bei den *Liolaemus*-Rassen zweifellos eine Fülle oekotypischer Merkmale, die zugleich adaptiv sind.

Ganz allgemein gilt dies für die Proportionsunterschiede im Zusammenhang mit dem Verhalten (ich erinnere an *L. nigromaculatus bisignatus,* an die Unterschiede zwischen *L. m. monticola* und *m. villaricensis*) sowie in weitgehendem Maße für die Farb- und Zeichnungstracht. Das bunte Fleckenkleid von *L. nigromaculatus atacamensis* stellt eine erstaunlich gute Wiederholung des Wüstenuntergrundes mit den scharfen Schlagschatten seiner kleinen bunten Steinchen dar. Die dunkelblaugrüne Tracht der *L. pictus*-Rassen deckt sich auffällig mit dem dunkelgrünen Gesamtkolorit des chilenischen Regenwaldes. Der melanotischen Tracht der Inseleidechsen ist ein adaptiver Wert sowohl zu- wie abgesprochen worden. So erblickt Mertens im Inselmelanismus der Reptilien zwar nur in den seltensten Fällen eine Schutzfärbung, da die meistens extrem geschwärzten Insel-Reptilien auf den Eilanden überhaupt keine Feinde haben und außerdem oft auf ganz hellem Untergrunde leben, dagegen spricht er ihm eine selektive Bedeutung in seinem hohen Absorptionsvermögen für Wärmestrahlen zu. Eisentraut hingegen lehnt eine biologische Bedeutung des Melanismus für die von ihm untersuchten spanischen Inseleidechsen ab und erblickt nur bei einer Rasse *(Lacerta pityusensis grueni)* in der Färbung eine Anpassung an den Untergrund. In der Tatsache, daß auch die Pigmentierung der organschützenden Pleura (*Lacerta sicula campestris* auf den istrianischen Inseln) an der Verdunkelung teilhat, sieht Kramer (1949) eine Stützung der Annahme, daß der Inselmelanismus doch Anpassungswert hat. Der letztere besteht nach seiner Meinung in der Abschirmung schädlichen Lichtes und in der Erwärmung, wobei der erste dieser beiden Effekte als der wesentlichere angesehen wird. Der mitbedingten Wärmebildung wird nach diesem Autor der Organismus durch die Erhöhung seines Temperaturoptimums gerecht.

Soweit es bei den chilenischen *Liolaemus*-Rassen den Inselmelanismus betrifft, wäre es außerordentlich interessant, hier einmal die biogeographischen Bedingungen der Biotope von *L. nigromaculatus zapallarensis* und *L. n. atacamensis* zu überprüfen und im Rahmen verfeinerter aërobiologischer Methoden etwa die Strahlungsintensität in der Wüste und an der Küste zu überprüfen. *Zapallarensis* zeigt eine sehr weitgehende Schwärzung, während *atacamensis* im Gesamtkolorit hell bleibt. Interessant wäre in diesem Zusammenhang auch die Überprüfung der Frage, ob bei der große Höhen der Atacama bewohnenden *Liolaemus*-Form *„nigriceps“* in der vollkommenen Schwärzung des Kopfes und Nackens etwa auch ein Strahlungsschutz vorliegt; hier ist ja eine besonders hohe Insolation und Strahlenwirksamkeit anzunehmen. Für den Hochgebirgsmelanismus der südandinen Rassen möchte ich dem Effekt der Ausnutzung von Wärmestrahlen den Vorrang geben; denn sollte hier der Vorteil im Strahlungsschutz liegen, dann müßten eher die nördlichen Rassen verdunkelt sein, da die Strahlungsintensität in der Breite Santiagos zweifellos bedeutend größer und zeitlich auch wesentlich länger wirksam ist.

Analysieren wir den Adaptionswert der oekotypischen Merkmale der

südandinen Rassen, so können wir wohl vermuten, daß in der Verkürzung der Körperanhänge, der plumperen Gestalt, der Verdunkelung des Farb- und Zeichnungskleides, im Übergang zur Viviparität und zur vegetabilischen Ernährung Anpassungen an das kühlere und feuchtere Klima mit kürzerem Sommer zu erblicken sind und daß vielleicht auch die Kleinheit der Schuppen und ihr enges Zusammenrücken den Wärmeverlust des Körpers vermindert.

Es würde im Rahmen dieser Arbeit wohl zu weit führen, den Anpassungswert aller ökotypischen Merkmale zu überprüfen. Wie weit wir uns zugleich der Spekulation ausliefern würden, beweist wohl noch ein Ausblick auf die Frage, inwieweit die gesteigerte Körpergröße bei Inselreptilien in einen Zusammenhang mit den auf Inseln gegebenen Lebensbedingungen zu bringen ist. Allein die Ernährungsverhältnisse werden entweder als durchschnittlich schlecht (Eisentraut) oder auch als stets äußerst günstig (Mertens) angesehen. Für die Küsten- und Inselformen von *L. nigromaculatus* ist zweifellos der letztere Faktor zutreffend, da hier entweder eine von Insekten reich besuchte, üppige Sukkulentenflora anzutreffen ist oder aber die unmittelbare Nähe des Meeres mit ihren Anschwemmungen so viele biogene Substanzen zur Verfügung stellt, daß großen Schwärmen von Insekten auch an der von Landpflanzen völlig entblößten Küste gute Existenzmöglichkeiten geboten werden. Während nach Kammerer und Eisentraut (1950) die mediterranen Lacerten die unmittelbare Nähe des Meeres meiden, konnte ich sowohl *L. n. zapallarensis* wie auch die an der reinen Wüstenküste Nordchiles lebenden *Phyllodactylus gerrhopygus* (Wiegmann) und *Tropidurus peruvianus* (Lesson) häufig selbst in der Gezeitenzone beobachten. „Aufgescheucht springt *Tropidurus peruvianus* in großen Sätzen von Fels zu Fels, oft von den Brandungswellen überschüttet, oder er läuft mit hocherhobener Schwanzspitze in rasender Geschwindigkeit über die glatten Sandflächen. Seine Nahrung bilden die auf den angeschwemmten Tangen und Tierleichen sich üppig vermehrenden Insekten" (Hellmich, 1934). —

Wir haben uns bisher nur mit oekotypischen Merkmalen beschäftigt und haben nun unsern Blick noch auf die „autotypischen" Merkmale zu richten, auf Merkmale also, die unserm Einsichtsvermögen nach keine erkennbaren Beziehungen zur Umwelt zeigen. Von der Existenz solcher Merkmale ist wohl auch Mertens (1934) überzeugt, indem er neben Inselvariationen, denen Selektionswert zukommt, auch solche Variationen aufführt, „die als — von der Selektion herausgezüchtete — »Anpassungen« vorläufig nicht zu deuten sind". Unter solchen von Mertens aufgeführten Merkmalen möchte ich als autotypisch beispielsweise jene rassenscheidenden Merkmale erblicken, die quantitativ oft ganz unbedeutend sind, „wie geringe Divergenz in Schuppen- und Schilderzahlen oder in Färbungs- und Zeichnungsmerkmalen. Derartige Mutationen vermögen sich aber trotzdem" — nach Mertens — „in einer insularen" (isolierten) „Population leicht durchzusetzen, sofern es nur ihre Dominanz gestattet und der Mutationskoeffizient genügend hoch ist". Als weitere derartige Eigenschaften habe

ich bereits früher (1934) für die *Liolaemus*-Rassen Verschiebungen innerhalb der Kielung der Rückenschuppen und der Temporalia, neue Anordnungsprinzipien in der Beschilderung der Kopfregion, neu auftretende Sexualdimorphismen und andere Merkmale angesehen. Für diese Merkmale ist weder irgend ein Zusammenhang mit der Umgebung noch ein Adaptions- oder Selektionswert zu erkennen.

Natürlich kann hier der Einwand erhoben werden, daß es sich vielleicht um Merkmale handelt, die mit einer oekotypischen Eigenschaft genetisch gekoppelt sind und daß sie — etwa wie die atelischen Merkmale nach der Definition von Günther (1949) — Nebenwirkungen eines pleiotropen Gens darstellen, „das daneben auch ein positives selektionswertiges Merkmal bedingt. Die von diesem gebotenen Vorteile müßten die Nachteile oder die Belastung durch das atelische Merkmal überwiegen. Auf solche Weise kann ein atelisches Merkmal einen vielleicht physiologisch bedingten, verborgenen Selektionsvorteil anzeigen, ohne selbst adaptiv zu zu sein" (Haldane 1942, nach Günther). Diesen Einwand können wir wohl dort ausscheiden, wo geographische Rassen verschiedener Arten im gleichen oder nahe benachbarten Biotop nebeneinander vorkommen und zwar parallele oekotypische Veränderungen, dafür aber differierende autotypische Merkmale aufweisen. Wären diese letzteren physiologisch mit den Genen für die oekotypischen Merkmale gekoppelt, dann müßten auch sie parallel ausgebildet sein und dürften nicht differieren. Beispiele hierfür liefern die verschiedenen Rassen der andinen Liolaemus-Arten. So erscheint beispielsweise das Auftreten der Pfeffer-Salz-Zeichnung bei den ♂♂ der Nominatform von *L. altissimus* „autotypisch" zu sein und in keinerlei Zusammenhang mit der Umwelt zu stehen. Das Gleiche gilt für die verschiedenen Ausmaße der individuellen Variabilität der nebeneinanderlebenden Rassen von *L. altissimus* und *L. monticola* am Volcán Villarica. Hier würden vor allem Vergleiche der andinen Rassen — falls man sie finden sollte — von den benachbarten Vulkanen (Llaima, Lanin u. a.), deren biogeographische Faktoren zweifellos keine ausschlaggebenden Unterschiede aufweisen, von außerordentlichem Interesse sein.

Daß der Mannigfaltigkeitsrahmen der autotypischen Merkmale nur begrenzt sein kann und wir nicht auf völlig neue, überraschend anders geartete Eigenschaften stoßen werden, ist ja selbstverständlich. Für ihre Existenzmöglichkeit gilt natürlich auch jener Faktor, den Günther (1949) — angewandt auf seine „atelischen Merkmale" — als „oekologische Lizens" bezeichnet. Günther's Begriff atelisches Merkmal deckt sich aber — worauf ich nochmals hinweisen möchte — nicht mit dem Begriff des autotypischen Merkmals, da ihm — dem letzteren — absichtlich keinerlei Wertigkeit im Sinne eines „Zieles" zugesprochen wird.

Vergleichen wir endlich noch die Zahl und das Ausmaß der oekotypischen Merkmale innerhalb der *Liolaemus*-Rassen mit jenen der autotypischen, so überrascht — vor allem bei den andinen Rassen — die überwiegende Mehrzahl der zuerst genannten. Dies scheint beispielsweise im

Gegensatz zu der Gattung *Varanus* zu stehen, bei der nach Mertens „die rassenscheidenden Merkmale kaum irgendwelche Beziehungen zur Umwelt erkennen" lassen. Hier wird der Eindruck erweckt, „daß die geringen Abweichungen in der Schuppenzahl und der Schuppengröße oder in der Zeichnung erbliche, autonome Variationen ohne jeden Einfluß der Außenwelt sind" (Mertens 1942, S. 69). Vielleicht sind für diesen Unterschied die bei dem Genus *Liolaemus* völlig anders gearteten Verbreitungsverhältnisse (Arealerstreckung von Nord nach Süd über viele Breitengrade hinweg) und das Vorhandensein deutlicher biogeographischer Gradienten verantwortlich zu machen.

5. Entstehung der Variation

Die am Ende meiner früheren *Liolaemus*-Monographie (1934) aufgestellte Forderung, daß weitere Aufsammlungen und Vergleiche eine allgemeine Gültigkeit der damals gewonnenen Ergebnisse erweisen müßten, ist wohl auch insofern erfüllt, als unsere Anschauungen über die Entstehung der vielen *Liolaemus*-Rassen und Arten sich auch an Hand des neuen Schröder'schen Materials durchaus bestätigen lassen. Während ich im allgemeinen die Entstehungszeit der Arten als praeglazial ansah, sind die Rassen wohl größtenteils jüngeren, postglazialen Alters. Diese Tatsache läßt sich aus dem Umstande erschließen, daß sie jetzt — vor allem in den Anden — Areale besiedeln, die erst kürzlich bewohnbar geworden sind. In die vom Eise befreiten Gebiete wanderten diese Arten ein, wobei sich entweder mit der vertikalen Expansion eine von Nord nach Süd gerichtete horizontale Ausbreitung kombinierte oder sich eine nur in höheren Lagen stattfindende Nordsüd-Ausbreitung vollzog. Für die letztere Möglichkeit spricht die Annahme, daß der neuerlich entdeckte *L. lorenzmülleri* gegebenenfalls eine Stammform (oder dessen Nachfolger) für die beiden von ihr divergierenden *L. altissimus* und *L. leopardinus* darstellt, die ihrerseits in südlicheren Gebieten wieder Rassen zu bilden begannen. Auch das Vorkommen von *L. schröderi* im Sinne eines von Nord nach Süd ziehenden Bandes könnte für eine derartige Expansion sprechen.

Hierdurch wurden neue Biotope gewonnen, die sich mit der fortschreitenden Klimaänderung immer stärker voneinander unterschieden und isolierten. In den zunächst kleinen Populationen setzten sich relativ rasch Mutationen durch, die unter der Mitwirkung eines verstärkten Selektionsdruckes sowohl oekotypische als auch autotypische Merkmale zur Ausbildung kommen ließen. Im Gesamtareal der *nigromaculatus*-Rassen spielte wohl weniger eine Expansion der Art als eine mit der Zunahme der Aridität fortschreitende Divergenz der Biotope die wesentliche Rolle. Da uns das Alter der Klima-Änderungen einigermaßen bekannt ist, können wir uns auch annähernd einen Begriff über die außerordentlich lange Zeit machen, die für die Ausbildung geographischer Rassen benötigt wird. Wie sich dabei im Laufe der Zeit der Unterschied zwischen geographischer Rasse und neuer Art langsam verwischen wird, so möchten wir nach unsern jetzigen

Kenntnissen in der Ausbildung von Klinen bei verschiedenen Arten den Beginn der Entstehung geographischer Rassen erblicken.

Es wäre reizvoll, diese Ansichten über die Entstehung des bunten Variationsbildes bei der Gattung *Liolaemus* (Chile) mit neueren Anschauungen der Evolution zu vergleichen. Da es sich hier vielfach um Wanderungen aus eiszeitlichen „Refugialzentren" handelt, liegt es besonders nahe, die hier vorgefundenen Ergebnisse zu Reinig's Eliminationstheorie in Beziehung zu setzen. Die Forderung Reinig's, daß die Variationsbreite in der Richtung nach den Verbreitungsgrenzen abnimmt, ist bei den *Liolaemus*-Rassen keineswegs erfüllt. Der von Reinig geforderten Elimination von Allelen steht im Gegenteil das Auftreten besonders vieler von uns als oekotypisch bezeichneter Merkmale gegenüber, deren Parallelität zweifellos auf einen hohen Adaptionswert dieser Eigenschaften schließen läßt. Wenn wir uns auf den Standpunkt Dobzhansky's stellen, daß „Evolution im wesentlichen die Veränderung des Gleichgewichts bedeutet", so erblicken wir in der Tatsache der Ausbildung so vieler Rassen den Versuch eines besonders plastischen (labilen) Genus, sich mit den Anforderungen neuer Umgebungen auseinanderzusetzen und mit der Ausbildung neuer, im Rahmen ihrer Gestaltungsfähigkeit möglicher Merkmale ein harmonisches Gleichgewicht wiederherzustellen, ohne das ein Leben auf der Erde kaum möglich ist.

Innerhalb der „auslösenden Einflüsse" der Umwelt könnte dabei die auffällige Tatsache, daß wir in der Nähe von Vulkanen und ihren eruptiven Nebenerscheinungen einer besonders starken Rassenbildung begegnen (z. B. Volcán-Tal], den Schluß nahelegen, daß hier durch besonders geartete Umwelteinflüsse der „Mutationsdruck" erhöht wurde. Die dabei auftretenden Veränderungen sind nur in geringem Maße oekotypischer Natur, falls man nicht in dem Auftreten kleinerer Formen *(L. nigroviridis,* Kleinpopulation von *L. buergeri)* einen störenden, das normale Wachstum hemmenden Faktor erblicken möchte.

Oeko- und autotypische Merkmale und ihre Bedeutung für Systematik und Genetik

Mit der Unterscheidung oeko- und autotypischer Merkmale innerhalb der Rassenbildung der Gattung *Liolaemus* wollten wir nur die Frage der Beziehung bestimmter Eigenschaften eines in hohem Maße variablen Genus zu den stark divergierenden biotischen und abiotischen Faktoren der jeweiligen Areale anschneiden. Das Problem der Entstehung dieser Merkmale, insbesondere die Frage einer eventuellen direkten Bewirkung durch die Umwelt oder einer gerichteten Mutationsfolge oder andere Theorien sollen damit keineswegs berührt werden. Chile kann durchaus noch nicht als tiergeographisch völlig erforscht gelten. Insbesondere die in starkem Maße ortsgebundenen Reptilien werden noch für lange Zeiten ein weites Feld von Entdeckungen bilden. Durch die Tatsache, daß hier in postglazi-

alen Zeiten weite Gebiete mit extrem differierenden Umweltsbedingungen besiedlungsfähig geworden sind, haben vorher unbesetzte Biotope („in-occupied niches" im Sinne Buxton's) labilen Genera viele Möglichkeiten zur Ausbildung neuer Charaktere — oder anders gesagt — zur vollen Entwicklung ihrer Variabilität geboten.

Mit der Einführung der neuen Begriffe wollen wir die fast unübersichtliche Terminologie der Evolution keineswegs vermehren, sondern eine Klärung in das bunte Bild der Variabilitätserscheinungen bringen. Für die systematische Arbeit erhoffe ich mir eine klarere Analyse der geographischen Variationen. Würde von den Spezialisten bei der Unzahl von Neubeschreibungen vor allem geographischer Rassen auf die Beziehungen der Merkmale zu ihrer Umwelt mehr Acht gegeben, so würden sowohl dem beschreibenden wie auch dem experimentell arbeitenden Systematiker weite Gebiete zum Ansatz neuer Untersuchungen, vor allem zur experimentellen Erforschung der Modifikabilität erschlossen. Die Lesbarkeit der oft völlig beziehungslosen taxonomischen Arbeiten würde außerdem beträchtlich erhöht; endlich würden derartige Publikationen auch dem Genetiker eine Fundgrube für die Lösung seiner Forschungsaufgabe bedeuten. Die so oft verachtete Systematik erscheint damit in einem neuen Lichte, und der Ruf nach einer Zusammenarbeit zwischen Taxonomie und Genetik, der auffälligerweise viel stärker von der Seite der Genetiker als von jener der Systematiker kommt, würde m. E. ein fruchtbares Echo hervorrufen.

Zur Untersuchung der Frage, ob sich oeko- und autotypische Merkmale bei der Rassenbildung in weiter gespanntem Rahmen unterscheiden lassen, sowie zur Erforschung ihrer eventuellen gegenseitigen Koppelung und ihrer Bindung an die Umwelt würde sich die systematische Analyse vor allem solcher Spezies oder Genera eignen, deren Populationen in extrem gestaltete Gebiete ausstrahlen. Als solche erblicken wir neben Steppen und Wüsten vor allem die mannigfaltigen Biotope des Hochgebirges, deren Untersuchung besonders dann reizvoll und erfolgversprechend wird, wenn sie nicht parallel, sondern senkrecht zu den Breitengraden verlaufen. Kein Gebiet dürfte zu derartigen Forschungen wohl so geeignet sein wie die gewaltigen Gebirge Amerikas, die von den polaren Breiten der nördlichen Hemisphaere durch die Tropen hindurch bis zu den vom ewigen Eise bedeckten Bergen Feuerlands reichen.

E. Zusammenfassung

1. Aus der reichlich 600 Exemplare umfassenden Liolaemus-Sammlung W. Schröder's konnten für Chile 2 neue Arten *(L. lorenzmülleri, L. schröderi)* und vier neue Rassen *(L. altissimus moradoënsis, L. leopardinus valdesianus, L. nigroviridis campanae, L. platei curicensis)* beschrieben werden; außerdem konnte von dem früher beschriebenen und wiederentdeckten *L. buergeri* ein größeres Material untersucht werden.

2. Die Variabilität des vorliegenden Materials fügt sich in den Rahmen

der früheren Ergebnisse ein. Auf tiergeographischem Gebiete wurden mehrere Arealerweiterungen festgestellt, von denen das Vorkommen einer hochandinen Art *(L. nigroviridis)* in einer geographischen Rasse *(campanae)* in in der Küstenkordillere am interessantesten ist.

3. Innerhalb der Variabilität der geographischen Rassen wie auch der Klinen werden oekotypische und autotypische Merkmale unterschieden. Die oekotypischen Merkmale stehen in enger Beziehung zur Umwelt, während bei den autotypischen Merkmalen keine Bindung an den Lebensraum festgestellt werden kann. Von beiden Merkmalsarten wird eine genotypische Verankerung angenommen.

4. Den Gradationen der Umweltfaktoren laufen Merkmalsprogressionen oekotypischer Eigenschaften parallel. Folgende geographische Regeln werden am *Liolaemus*-Material festgestellt:

A. Mit der Ausdehnung des Areals aus trockeneren wärmeren in feuchtere kühlere Biotope treten innerhalb der Klinen und geographischen Rassen folgende Merkmalsveränderungen auf:

a) Die Körpergröße nimmt ab
b) Die Körperanhänge verkürzen sich relativ
c) Der Gesamthabitus wird plumper
d) Die Färbung und Zeichnung verdunkeln sich
e) Die Schuppengröße nimmt ab, die Schuppenzahl nimmt zu.

B. Bei der Ausbreitung einer Art in der Richtung vom Festland zu Inseln treten folgende Veränderungen auf:

a) Die Körpergröße nimmt zu
b) Die Färbung und Zeichnung verdunkeln sich.

5. Die Existenz autotypischer Merkmale ohne Koppelung an oekotypische Eigenschaften kann vor allem dort nachgewiesen werden, wo Rassen verschiedener Arten am gleichen oder nahe benachbarten Standort vorkommen und zwar parallele oekotypische Veränderungen, dagegen divergierende autotypische Merkmale aufweisen.

6. Den oekotypischen Merkmalen wird laut Definition zunächst kein adaptiver Charakter zugesprochen. Die Untersuchung der oekologischen Bedeutung dieser Merkmale legt aber die Vermutung nahe, daß fast alle oekotypischen Veränderungen auch adaptive Merkmale mit hohem Selektionswert darstellen, während diese Eigenschaften den autotypischen Merkmalen kaum zugesprochen werden können.

7. Bei der Gattung *Liolaemus* und ihren Rassen überwiegt die Zahl der oekotypischen Merkmale über diejenige der autotypischen. Der Grund hierfür wird in den besonderen Verbreitungsverhältnissen erblickt.

8. Die Eliminationstheorie kann nicht auf die Entstehung der *Liolaemus*-Rassen angewandt werden.

9. Die Klinen und geographischen Rassen, zu deren Abgrenzung auch ein verändertes Merkmal als ausreichend angesehen wird, sind postglazialen Alters und durch Expansion in besiedlungsfähig gewordene Biotope

(Hochanden) und deren fortschreitende Isolierung oder infolge progressiver Divergenz eines früher einheitlichen Gesamtareals (Atacama) entstanden.

10. Zur besseren Erforschung der abiotischen Faktoren wird eine Ausarbeitung neuer aërobiologischer Methoden für erforderlich gehalten.

11. Eine gleichgerichtete Untersuchung der geographischen Variabilität anderer Genera sollte die Berechtigung der Abgrenzung oeko- und autotypischer Merkmale beweisen. Die Anwendung dieser Unterscheidung würde sowohl dem Systematiker als auch dem Genetiker wertvolles Material im besonderen für die Untersuchung der Modifikabilität liefern und würde die fruchtbare Zusammenarbeit beider Disziplinen fördern.

12. Als besonders aussichtsreich für derartige Untersuchungen wird die systematische Analyse solcher Genera gehalten, deren Randpopulationen in extreme Gebiete (Steppen, Wüsten, Hochgebirge) mit klar unterschiedenen geographischen Faktoren expandieren und deren Lebensräume nicht parallel zu den Breitengraden, sondern senkrecht zu ihnen verlaufen.

Angeführte Schriften

Burt, Ch. E., and M. D. Burt, 1930: The South American Lizards in the collection of the Unit. States Nat. Museum. Proc. U. St. Nat. Mus. Nr. 2849, Vol. 78, 1—52.

" " " " " " " 1931: South American Lizards in the American Museum of Natural History. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. Vol. 61, 227—395.

Buxton, P. A., 1938: The formation of species among insects in Samoa and other oceanic Islands. Proc. Linn. Soc. London, Sess. 150, 264—267.

Dobzhansky, T., 1942: Genetics and the origin of species. 2nd edition, revised, New York (zitiert nach Günther).

Eisentraut, M., 1949: Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. Mitt. Zool. Mus. Berlin 26, 1 bis 228, 10 Taf.

Goldschmidt, R., 1940: The material basis of evolution. 1—436, New Haven.

Günther, Kl., 1949: Über Evolutionsfaktoren und die Bedeutung des Begriffs der „oekologischen Lizens" für die Erklärung von Formenerscheinungen im Tierreich. Festschrift E. Stresemann. Heidelberg, 23—54.

Hellmich, W., 1933: Die biogeographischen Grundlagen Chiles. Fauna Chil. II. Pars. Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., Oek. u. Geogr. d. Tiere 64, 165—226.

" " 1934: Die Eidechsen Chiles, insbesondere die Gattung Liolaemus. Abh. Bayer. Ak. Wiss. Math.-naturw. Abt. N. F. 24, 1—140, Taf. I—II.

" " 1934: Zur näheren Analyse der geographischen Variabilität. Forschungen u. Fortschritte 10, 358—359.

" " 1938: Beiträge XII. Die Eidechsen des Volcán Villarica. Zool. Anz. 124, 237—249.

" " 1950: Über die Liolaemus-Arten Patagoniens. Ark. f. Zoologi Ser. 2, 1, 345—353.

Huxley, J., 1940: The New Systematics. London, 1—583.

Huxley, J., 1943: Evolution. The modern Synthesis. New York and London, 1—645.

Kramer, G., 1941: Über das „Concolor"-Merkmal (Fehlen der Zeichnung) bei Eidechsen und seine Vererbung. Biol. Zentralbl. 61, 1—15.

„ „ 1949: Über Inselmelanismus bei Eidechsen. Z. f. indukt. Abst.-u. Vererbungslehre 83, 157—164.

Martin, C., 1923: Landeskunde von Chile. Hamburg, 1—786.

Mayr, E., 1947: Systematics and the origin of species. New York, 1—334.

Mertens, R., 1934: Die Insel-Reptilien, ihre Ausbreitung, Variation und Artbildung. Zoologica 84, 1—209, Taf. I—VI.

„ „ 1942: Die Familie der Warane (Varanidae). Erster Teil: Allgemeines. Abh. Senck. Naturf. Ges. 462, 1—74, Taf. 1—20.

Müller, L., und Hellmich, W. 1932: Beiträge zur Kenntnis der Herpetofauna Chiles II. Neue Liolaemus-Arten und Rassen aus den Hochanden Chiles. Zool. Anz. 97, 307—329.

„ „ „ „ „ 1932: Beiträge III. Liolaemus altissimus altissimus, Liolaemus altissimus araucaniensis. Ebenda 98, 197—208.

„ „ „ „ „ 1932 Liolaemus monticola, ein weiterer neuer Rassenkreis aus den Hochanden Chiles. Ebenda 99, 177—192.

„ „ „ „ „ 1933: Beiträge VI. Über einige Liolaemus-Arten des Berliner Naturkundlichen Museums. Ebenda 101, 121—134.

„ „ „ „ „ 1933: Beiträge VII. Der Rassenkreis des Liolaemus nigromaculatus. Ebenda 103, 128—142.

„ „ „ „ „ 1933: Beiträge VIII. Bemerkungen über Liolaemus tenuis (Duméril et Bibron). Ebenda 104, 305—310.

„ „ „ „ „ 1935: Über Liolaemus buergeri Werner. Ebenda 109, 121—128.

„ „ „ „ „ 1938: Beiträge XI. Über zwei neue Liolaemus-Formen aus der chilenischen Kordillere (Sammlung Schröder). Ebenda 122, 225—237.

„ „ „ „ „ 1939: Ergebnisse der Argentinienreise von Prof. Dr. W. Goetsch, Breslau. II. Über eine neue Liolaemus-altissimus-Rasse vom Volcán Copahue. Ebenda 125, 113—119.

Noble, G. K., and Bradley, H. T., 1933: The effect of temperature on the scale of regenerated lizard skin. J. exp. Zool. 65, 1—16.

Reinig, W. F., 1937: Melanismus, Albinismus und Rufinismus. Leipzig, 1—122.

„ „ „ 1938: Elimination und Selektion. Jena, 1—146.

Rensch, B., 1947: Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Stuttgart, 1—407.

Richter, R., 1943: Einführung in die Zoologische Nomenklatur durch Erläuterung der Internationalen Regeln. Frankfurt a. Main, 1—154.

Schuster, O., 1951: Die klimaparallele Ausbildung der Körperproportionen bei Poikilothermen. Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. In Druck.

Thorpe, W. H., 1949: Ecology and the future of Systematics, in Huxley, 1940, 341—364.

Werner, F., 1907: In Bürger, An. Univ. Chile, Santiago, S. 6, Taf. I, Fig. 1.

Alphabetisches Verzeichnis der *Liolaemus*-Arten und Rassen

alticolor 168
altissimus 168, 169, 174, 182, 188
„ altissimus **133,** 137, 144, 145, 166, 176, 177, 187
„ araucaniensis **135,** 136, 137, 149, 166, 176, 187
„ moradoënsis **136,** 137, 166, 178, 190
„ neuquensis 136, 176
chiliensis **139,** 159, 163, 165, 168, 174, 176, 180
buergeri **138,** 167, 169, 174, 182, 189
cyanogaster 165, 168
fuscus **140,** 165, 168, 176
gravenhorstii 163, 164, 168
lemniscatus **141,** 165, 168, 174, 176, 180
leopardinus 168, 182, 188
„ leopardinus **141,** 142, 144, 167, 171
„ ramonensis 142, 167
„ valdesianus **142,** 167, 190
lorenzmülleri **144,** 166, 169, 177, 188, 190
magellanicus 165, 168
monticola 168, 169, 174
„ chillanensis 146, 148, 167, 169, 174, 176
„ monticola **147,** 166, 176, 185
„ villaricensis **148,** 167, 176, 185, 187
multiformis 164, 168
nigromaculatus 168, 170, 174, 175, 180, 181, 182, 186, 188
„ atacamensis **149,** 166, 170, 175, 185
„ ater 165, 175, 177
„ bisignatus 165, 166, 170, 171, 175, 177, 185
„ copiapensis 166, 175
„ nigromaculatus 166
„ kuhlmanni **150,** 152, 166, 170, 175, 185
„ zapallarensis **151,** 165, 170, 175, 177, 186
nigriceps 167, 168, 185
nigroviridis 168, 169, 182, 189
„ campanae **152,** 166, 175, 190, 191
„ minor 153, **155,** 166, 175
„ nigroviridis 153, **156,** 166, 175
nitidus **158,** 164, 168, 177
pictus 168, 175, 185
„ argentinus 159, 175, 176
„ chiloëensis 159, 167, 175, 176
„ major 160, 167, 175, 177
„ pictus **159,** 167, 175, 176
platei 168, 169
„ curicensis **160,** 165, 169, 176, 190
„ platei **160,** 165, 176
tenuis 168, 174, 176
„ punctatissimus 167
„ tenuis **163,** 167

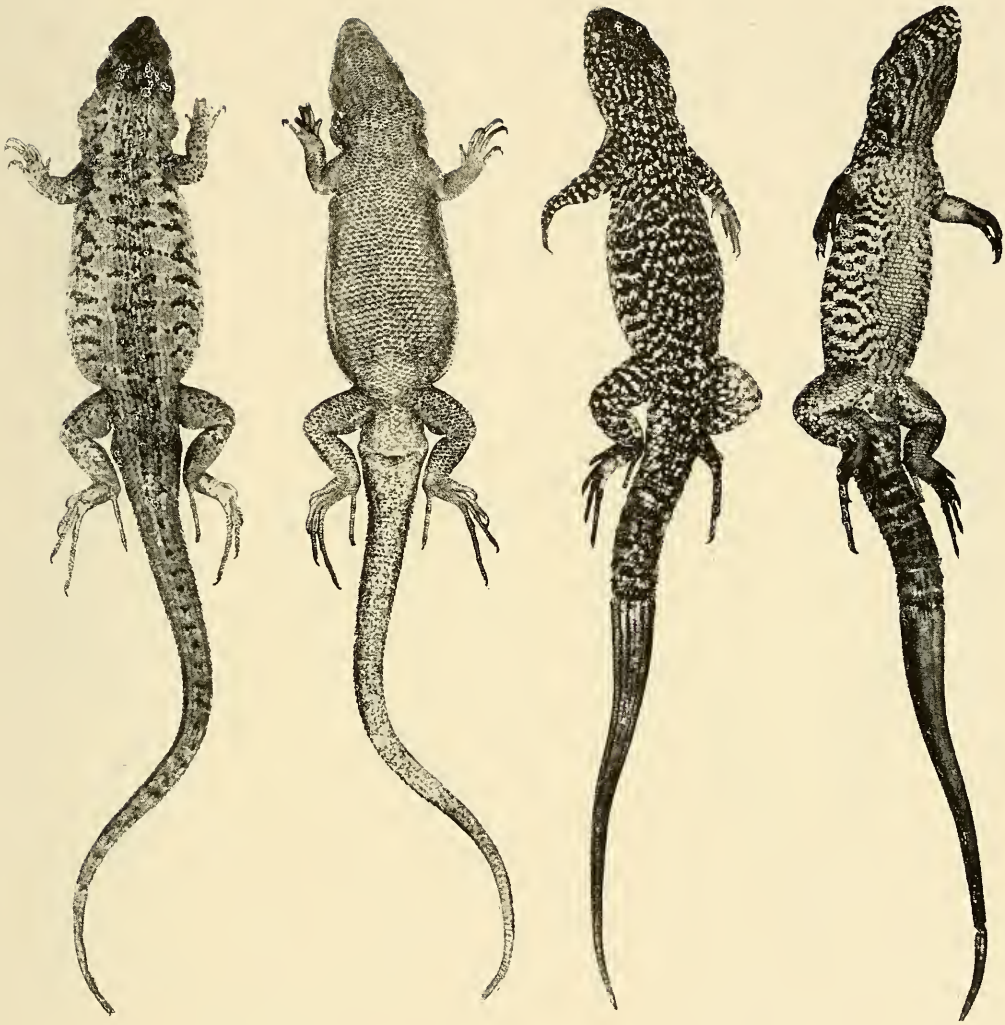


Fig. 22 Fig. 23 Fig. 24 Fig. 25

Fig. 22 *Liolaemus altissimus moradoënsis* n. ssp., Typus, Dorsalansicht, Kopfrumpf-Länge 61 mm.

Fig. 23 *Liolaemus altissimus moradoënsis* n. ssp., Typus, Ventralansicht.

Fig. 24 *Liolaemus nigroviridis campanae* n. ssp., Typus, Dorsalansicht, Kopfrumpf-Länge 68 mm.

Fig. 25 *Liolaemus nigroviridis campanae* n. ssp., Typus, Ventralansicht.

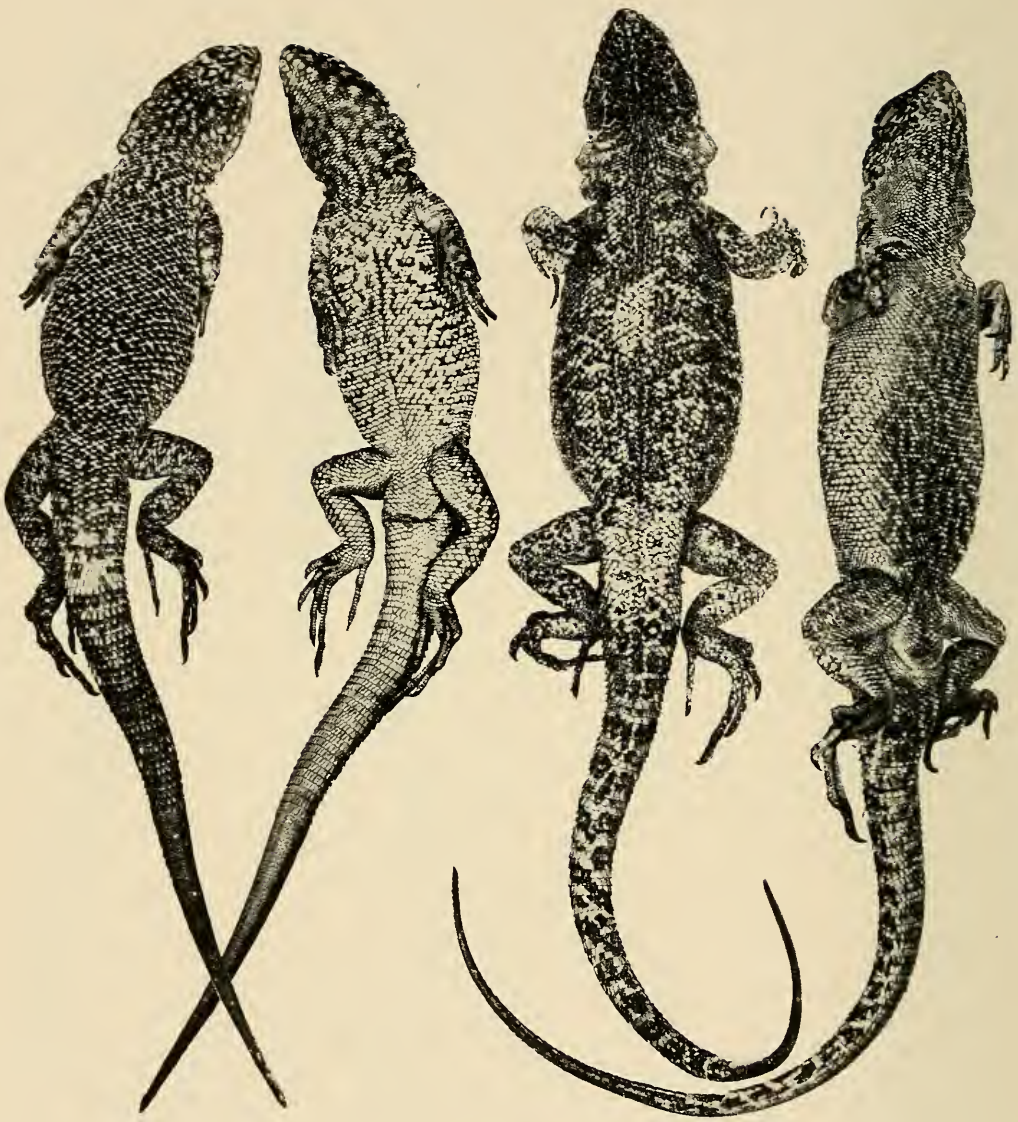


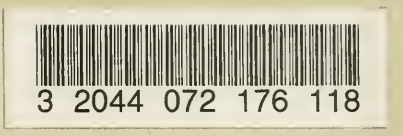
Fig. 26 Fig. 27 Fig. 28 Fig. 29

Fig. 26 *Liolaemus lorenzmülleri* n. sp., Typus, Dorsalansicht, Kopfrumpf - Länge 79 mm.

Fig. 27 *Liolaemus lorenzmülleri* n. sp., Typus, Ventralansicht.

Fig. 28 *Liolaemus leopardinus valdesianus* n. ssp., Typus, Dorsalansicht, Kopfrumpf - Länge 87 mm.

Fig. 29 *Liolaemus leopardinus valdesianus* n. ssp., Typus, Ventralansicht.


3 2044 072 176 118

Date Due